ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 69
11
НОЯБРЬ

«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1984

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 69 (1984) № 11

Журнал основан в 1916 г.

Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

В. И. Василевич, А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), М. М. Голлербах, Т. И. Капралова (*отв. секретарь*), Е. М. Лавренко, Н. А. Миняев, Б. Н. Норин (*зам. главного редактора*), Т. И. Серебрякова, А. К. Скворцов, А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), Х. Х. Трасс, Ан. А. Федоров, С. К. Черепанов (*зам. главного редактора*), М. С. Яковлев, А. А. Яценко-Хмелевский.

EDITORIAL BOARD

S. K. Cherepanov (*Associate Editor*), An. A. Fedorov, M. M. Hollerbach, T. I. Kapralova (*Secretary*), E. M. Lavrenko, N. A. Miniaev, B. N. Norin (*Associate Editor*), T. I. Serebryakova, A. K. Skvortsov, A. L. Taktajan (*Editor-in-Chief*), H. H. Trass, V. I. Vasilevich, A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), M. S. Yakovlev, A. A. Yatsenko-Khmelevsky.

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

В. А. Алексеев, Э. Ц. Габриэлян, М. В. Горленко, И. К. Дагис, К. З. Закиров, Н. И. Караева, Л. Я. Курочкина, Л. И. Малышев, Б. Т. Матиенко, Ю. С. Насыров, Г. Ш. Нахуцришвили, Н. Т. Нечаева, Э. Х. Пармасто, В. И. Парфенов, К. М. Сытник, Л. В. Табака, В. Н. Тихомиров, С. С. Харкевич.

EDITORIAL COUNCIL

V. A. Alexeyev, I. K. Dagis, E. Ts. Gabrielian, M. V. Gorlenko, N. I. Karaeva, S. S. Kharkevish, L. Ya. Kurochkina, L. I. Malyshev, B. T. Matienko, G. Sh. Nakhutzrichvili, Yu. S. Nasyrov, N. T. Nechaeva, V. I. Parfenov, E. Kh. Parmasto, K. M. Sytnik, L. V. Tabaka, V. N. Tikhomirov, K. Z. Zakirov.

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Т. А. Бравая* и *Г. В. Семерикова*

Сдано в набор 9.08.84. Подписано к печати 14.11.84. М-30996. Формат бумаги $70\times108^{1}/_{16}$.
Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 14.0.
Усл. кр.-отт. 14.44. Уч. изд. л. 15.27. Тираж 2195. Тип. зак. 1811.

Издательство «Наука», Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 581.162.1 : 582.391.2

Н. И. Габараева

РАЗВИТИЕ СПОР У *PSILOTUM NUDUM* (*PSILOTACEAE*). ИЗМЕНЕНИЕ ЦИТОПЛАЗМЫ И КЛЕТОЧНЫХ ОРГАНЕЛЛ В ПРЕДМЕЙОТИЧЕСКОЙ ИНТЕРФАЗЕ — ЛЕПТОТЕНЕ ПРОФАЗЫ I МЕЙОЗА

N. I. GABARAJEVA. THE DEVELOPMENT OF SPORES IN *PSILOTUM NUDUM* (*PSILOTACEAE*). THE CHANGES OF CYTOPLASME AND ORGANELLES OF SPORE MOTHER CELLS IN THE PREMEIOTIC INTERPHASE — TO LEPTOTHENE PROPHASE OF THE Ist MEIOSIS

Проведено электронно-микроскопическое изучение морфологических изменений цитоплазмы и ее органелл в ходе спорогенеза у *Psilotum nudum* в предмейотической интерфазе и в начале профазы I мейоза — лептотене.

В предмейотической интерфазе в каждом из трех спорангиев синангия наблюдается комплекс спорогенных клеток сложной лопастной формы, между лопастями которого находится ценоцитная питающая ткань. На этой стадии спорогенные клетки, они же — материнские клетки спор (МКС) — характеризуются плазмодесменными связями, хорошо дифференцированными органеллами и довольно большим числом свободных рибосом. При переходе к мейозу начинается процесс проникновения питающего периплазмодия между некоторыми МКС, приводящий к разделению единого комплекса на отдельные группы, а к концу мейоза — к обособлению молодых тетраспор. В связи с ранним началом обособления МКС мейоз в полости спорангия в целом проходит асинхронно.

В лептотене происходит смена типа межклеточных связей: плазмодесмы между МКС сменяются цитомиктическими каналами; уменьшается число рибосом, появляется много автолитических вакуолей, начинают дедифференцироваться клеточные органеллы, особенно пластиды, и изменяется структура эндоплазматического ретикулума. Эти изменения известны для растений различных групп при переходе к мейозу.

Одним из интереснейших явлений, всегда привлекавших внимание исследователей, является поразительно высокая таксономическая специфичность структуры оболочки пыльцы и спор, не оставляющая сомнений в том, что она находится под полным контролем генома (Godwin, 1968). Так как экзина впервые обнаруживается на стадии тетрад, естественно предположить, что ее структура находится под контролем гаплоидного ядра микроспоры. Но как ни странно, это никогда так и не было показано однозначно; более того, несбалансированные в геномном отношении и даже энуклеированные споры, возникающие в результате нарушения мейоза, часто формируют совершенно нормальную экзину, хотя следовало ожидать нарушения ее развития или полной блокады развития (Drahowzal, 1936; Godwin, 1968). Эти и другие факты наводят на мысль, что детерминанты споpодермы заключены не в гаплоидном ядре микроспоры, а, очевидно, в цитоплазме материнских клеток спор (МКС), поделенной между спорами в результате мейоза (Heslop-Harrison, 1971a). Эксперименты показали, что цитоплазма, по-видимому, способна автономно доводить до конца этот процесс (Heslop-Harrison, 1971a; Резникова, 1975; Dunbar, 1979). Однако цитоплазма молодой споры — это часть цитоплазмы МКС, которая до мейоза «. . .представляет собой метаболитическую арену для диплоидного родительского ядра» (Heslop-Harrison, 1971b : 16). Отсюда можно заключить, что должна происходить какая-то значительная цитоплазматическая реорганизация в течение мейоза, чтобы предотвратить перенесение внеядерной диплофазной информации в гаплоидную спору.

В самом деле исследование предмейотических МКС и мейоцитов, проведенное на представителях рода *Lilium*, показало, что такая цитоплазматическая

© Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1984 г.

реорганизация, захватывающая и клеточные органеллы, реально существует (Mackenzie e. a., 1967; Dickinson, Heslop-Harrison, 1970b; Heslop-Harrison, 1971b). В начале профазы мейоза начинается элиминация рибосом (Dickinson, Heslop-Harrison, 1977). Кроме того, значительная часть цитоплазмы изолируется мембранными сферическими образованиями: происходит компартментация части цитоплазмы, защищающая ее от действия агентов, приводящих рибосомы к деградации (Heslop-Harrison, 1971b, 1980). Цитоплазматические органеллы (в основном — пластиды и митохондрии) в течение мейоза подвергаются дедифференциации, начинающейся в лептотене.

Все перечисленные изменения встречаются не только у цветковых, но — в той или иной мере — у споровых растений (Pettitt, 1978; Scheffield, Bell, 1979; Scheffield e. a., 1983).

Исследование мейоза с точки зрения реорганизации цитоплазмы и органелл, связанной со спорофитно-гаметофитным переходом, проведено на сравнительно небольшом числе видов, в основном — у однодольных, поэтому изучение этого явления или отдельных его сторон у других видов, безусловно, будет полезным.

Цель настоящего исследования — проследить, имеются ли какие-либо подобные изменения в цитоплазме и ядерно-цитоплазматическом взаимодействии (на морфологическом уровне) во время мейоза у *Psilotum nudum* (L.) Beauv. — одного из самых примитивных сосудистых растений, представителя малочисленной группы, выделяемой, однако, как самостоятельный отдел *Psilotophyta* из-за наличия весьма своеобразного набора признаков (Тахтаджян, 1978). Литературные данные о мейозе у *P. nudum* ограничиваются общими сведениями на светооптическом уровне (Мейер, 1928; David, 1965), рассмотрением некоторых стадий профазы (Hiraoka, 1941) и наблюдениями над распределением ядерных пор в профазе I мейоза с использованием метода замораживания-травления (Fabbri, 1972; Fabbri, Morassi Bonzi, 1976). Подробное исследование развития спородермы проведено, начиная со стадии молодых тетраспор и кончая зрелыми спорами (Lugardon, 1979); отдельные данные о синтезе покровов спор *P. nudum* содержатся в работе J. Pettitt (1979).

В нашей статье приведены данные, характеризующие МКС *P. nudum* при вступлении в мейоз.

Материал и методика исследования

Незрелые, но довольно крупные зеленые синангии *P. nudum* из оранжереи Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград) отделяли от растения и погружали на 24 ч в 3%-ный раствор глутарового альдегида на фосфатном буфере с pH 6.8 с постфиксацией 2%-ным раствором OsO_4. Фиксацию проводили при комнатной температуре, материал заливали в эпон и изготовляли срезы стеклянными ножами на ультратоме LKB. Срезы контрастировали на сеточках уранилацетатом (15 мин) и цитратом свинца (5 мин), после чего исследовали в электронном микроскопе Tesla-BS-500. Полутонкие срезы толщиной 4 мкм окрашивали толуидиновым синим и изучали под световым микроскопом.

Результаты исследования

Предмейотическая интерфаза. После завершения последнего митотического деления спорогенные клетки *P. nudum* вступают в предмейотическую интерфазу и становятся МКС. Вступление спорогенных клеток в эту стадию происходит не совсем синхронно: некоторые клетки спорогенного комплекса еще завершают деление (рис. 1, *1*). В это время комплекс спорогенных клеток представляет собой не компактное образование, а имеет сложную, разветвленную форму; при этом все промежутки между его разветвлениями заполнены сильно вакуолизированными клетками с круглыми ядрами, границы между клетками в световом микроскопе почти не просматриваются. Такая необычная форма спорогенного комплекса связана с его неординарным происхождением: на ранних стадиях развития спорангия клетки, составляющие его внутреннюю часть, после ряда делений дифференцируются, давая начало

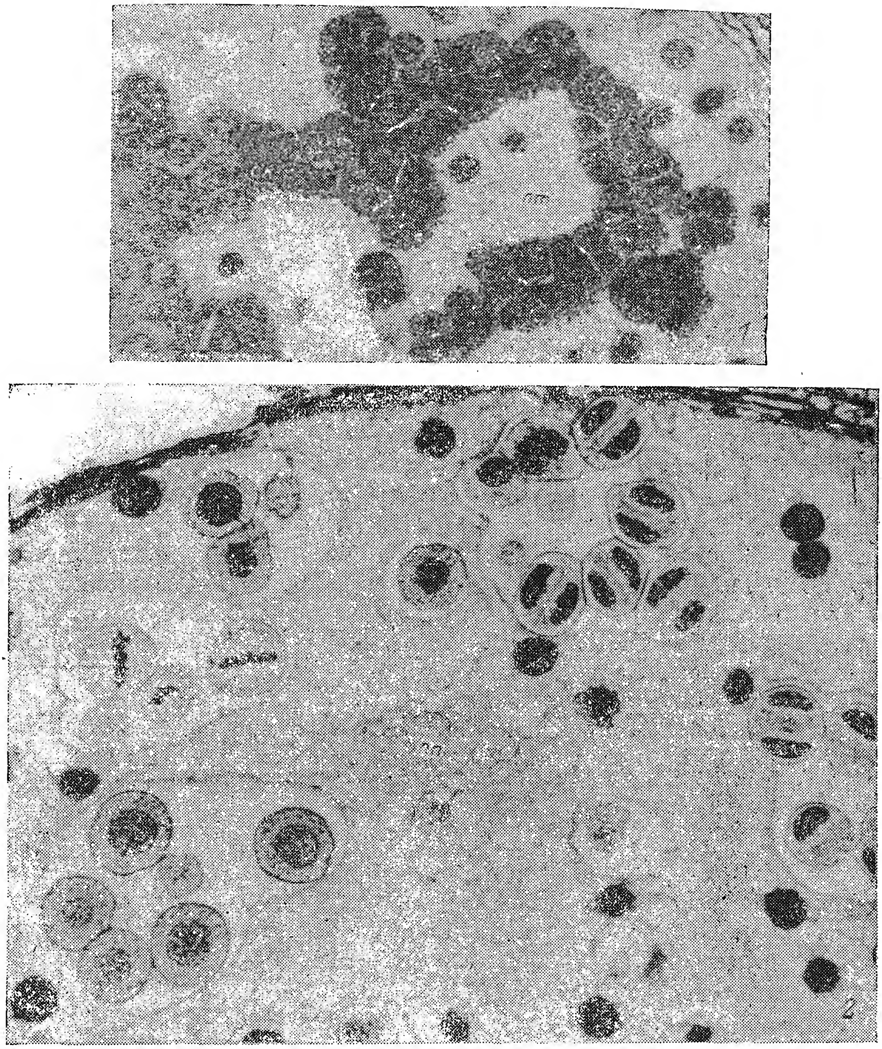


Рис. 1. Фрагменты спорангиев *Psilotum nudum* на стадиях предмейотической интерфазы (*1*) и профазы I мейоза (*2*).

Световой микроскоп. *1* — комплекс спорогенных интерфазных клеток (*ск*), окруженных питающей тканью (*пт*), ×200; *2* — группы материнских клеток спор (МКС) на разных стадиях мейоза в полости ячей, ограниченных питающим периплазмодием (*пп*); *внизу и вверху слева* — профазные МКС; между ними — метафазные МКС; *вверху и сбоку справа* — телофазные МКС, ×300.

двум популяциям клеток, резко различающимся морфологически. Первые после ряда митотических делений превращаются в МКС, а вторые несут питающую функцию по отношению к МКС, т. е. играют роль тапетума. Главная же особенность дифференциации первичной археспориальной ткани, приводящая к формированию спорогенного комплекса столь сложной формы, заключается в том, что клетки двух типов с самого начала их появления расположены в спорангии мозаично, без видимого порядка.

На электронных микрографиях пограничного района между питающими и спорогенными (или, как их правильнее называть в предмейотической интерфазе, — МКС) клетками хорошо видно их различие. Цитоплазма питающих клеток содержит большое число крупных вакуолей, тогда как в МКС вакуоли мелкие и их гораздо меньше. На этой стадии некоторые питающие клетки еще сохраняют оболочку, большинство же лишено и оболочки, и плазмалеммы, протопласты их объединены, однако на границе со спорогенными клетками, а также на границе со стенкой спорангия плазмалемма сохраняется, т. е. формируется ценоцитный плазмодий. В цитоплазме МКС в основном по их периферии находятся многочисленные цистерны гранулярного эндоплазматического рети-

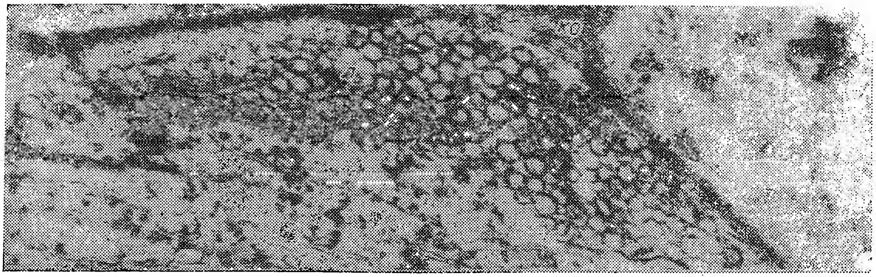


Рис. 3. Ломасома (*л*) в интерфазных МКС *Psilotum nudum*.
ко — клеточная оболочка, ×30 000.

кулума (ГЭР — рис. 2, *2* — см. вклейку). Цистерны ГЭР образуют небольшие локальные расширения, причем часто в соседних цистернах они располагаются стопками, одно под другим (рис. 2, *2*).

Следует заметить, что цистерны ГЭР несут умеренное число рибосом, а их расширения рибосом лишены. Цитоплазма МКС содержит довольно большое число свободных рибосом (рис. 2, *1*). Пластиды представлены плейоморфными лейкопластами, иногда они разветвленные, большинство их содержит крахмал (рис. 2, *1*) и пластоглобулы, тилакоидная система трубчатого типа, но иногда встречаются отдельные цистерноиды. Митохондрии более электронноплотные, чем пластиды, овальные, с трубчатыми кристами, небольшим числом рибосом и часто со светлой зоной в матриксе.

В периплазматическом пространстве МКС обнаруживается большое число ломасом с субъединицами в виде пузырьков (рис. 3), в особенности по углам клеток, которые на этой стадии уже слегка закруглены. Наличие ломасом свидетельствует о том, что плазмалемма на этой стадии сильно извита, имеет большое число складок.

Еще одной характерной чертой предмейотических МКС является наличие в их оболочках большого числа плазмодесм, иногда — целых плазмодесменных полей (рис. 2, *3*). Оболочка, имеющая фибриллярно-гранулярную структуру, довольно тонкая, между двумя оболочками соседних клеток видна срединная пластинка в виде светлой полоски.

Ядро МКС округлой формы, занимает бóльшую часть клетки. Оболочка ядра более или менее ровная, без сколько-нибудь значительных изгибов. Перинуклеарное пространство не имеет заметных расширений; поры есть. По периферии ядра к внутренней ядерной мембране прилегают хроматиновые фибриллы. Ядрышко несколько рыхлое, с электронноплотным фибриллярным и хорошо заметным гранулярным компонентами, перемешанными друг с другом.

Микротрубочек и микротелец на этой стадии мы не наблюдали; диктиосомы редки и малоактивны. Липидные капли сферические, светло- и темно-серые со светлым участком в центре; в цитоплазме их умеренное число.

На описываемой стадии начинается процесс проникновения лопастей ценоцитной питающей ткани между некоторыми МКС, который позднее приведет к разделению комплекса МКС на группы. При этом срединная пластинка между соседними МКС разрушается и в образовавшуюся узкую щель начинает проникать лопасть питающей ткани. Этот процесс продолжает развиваться в лептотене.

Лептотена (профаза I мейоза). В лептотене МКС увеличиваются в размерах, постепенно округляются и обособляются в виде групп по нескольку (на срезах — до 8) клеток (рис. 1, *2*). В периплазматическом пространстве между МКС и ценоцитным плазмодием заметны пузырьки с электроннопрозрачным содержимым и скопления осмиофильного вещества — точно такие же, как по другую сторону плазмалеммы, в цитоплазме питающего периплазмодия. Щели между мейоцитами образуются вследствие растворения срединной пластинки с последующим расширением межклеточного пространства, т. е. представляют собой схизогенные полости.

В ранней лептотене в хромосомах начинают появляться осевые тяжи, харак-

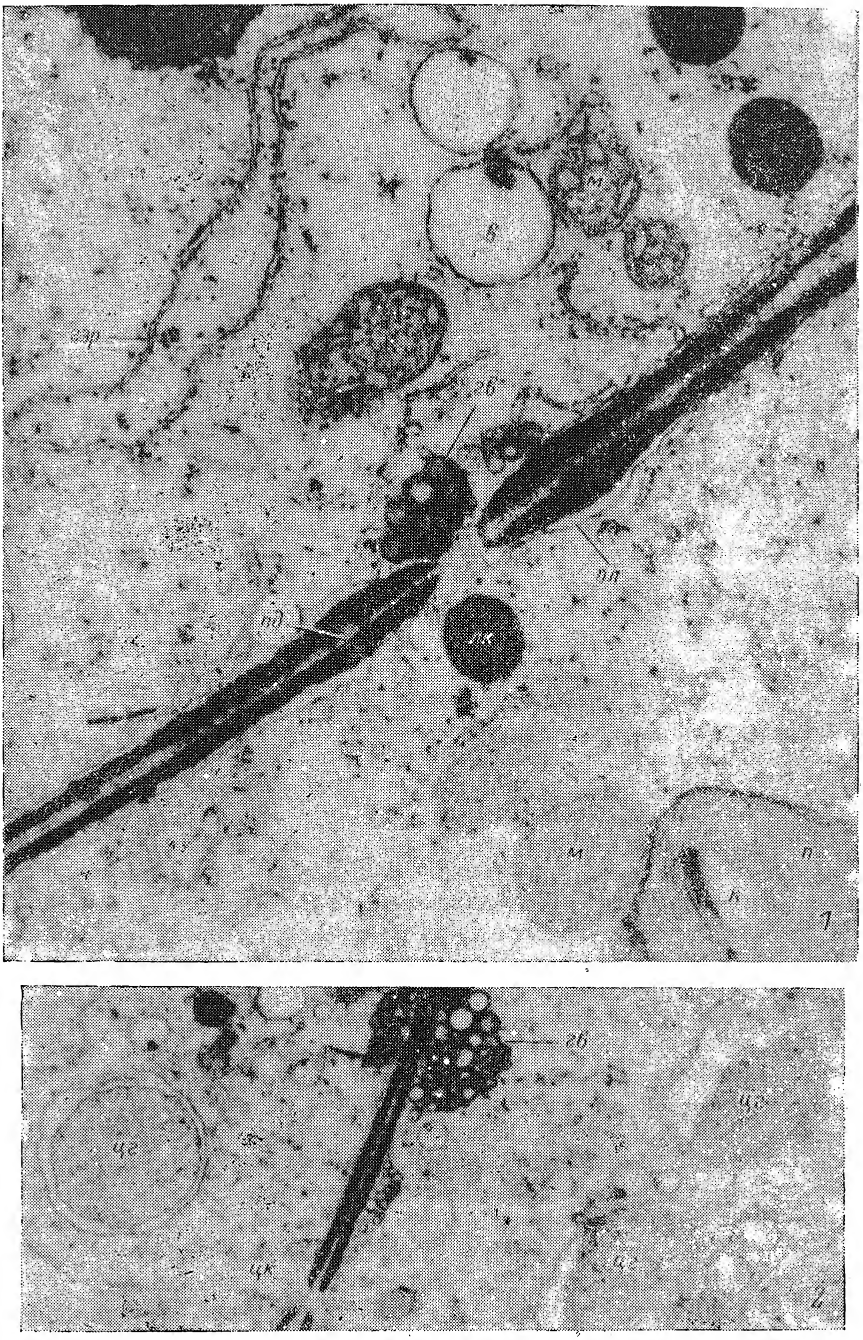


Рис. 4. Цитомиктические каналы и цитосегресомы в материнских клетках спор *Psilotum nudum* на стадии лептотены.

1 — цитомиктический канал между двумя МКС, *гэр* — гранулярный эндоплазматический ретикулум, *м* — митохондрия, *гв* — группа везикул, *пл* — плазмалемма, *в* — вакуоль. Остальные обозначения, как на рис. 2, ×27 000; *2* — цитосегресомы (*цг*) и цитомиктический канал (*цк*) в МКС, ×12 000.

терные лишь для мейотических хромосом, а цитоплазма МКС приобретает черты, отличные от таковых предмейотических МКС. Прежде всего обращает на себя внимание появление большого числа цитосегресом — автолитических вакуолей первого порядка (рис. 4, *2*; рис. 5 — см. вклейку). Цитосегресомы содержат участки цитоплазмы с рибосомами, липидными каплями, элементами эндоплазматического ретикулума (ЭР), везикулами; иногда рядом лежащие цитосегресомы сливаются в одну, более крупную (рис. 5). Второй характерной особенностью является образование между МКС цитомиктических каналов (рис. 4, *1*, *2*), которых не было на предыдущей стадии. В зоне каналов всегда находятся небольшие группы пузырьков (рис. 4, *1*), они же видны рядом с клеточной оболочкой и в промежутках между двумя такими цитомиктическими каналами, при этом в таких местах наблюдаются некоторое нарушение непрерывности оболочек МКС или их размытый контур (рис. 4, *2*). Вблизи просветов каналов часто находятся элементы ЭР и липидные капли (рис. 4, *1*), однако прямых свидетельств прохождения через цитомиктические каналы органелл, а тем более ядерного материала мы не наблюдали.

Оболочка ядра на этой стадии более волнистая, чем в предмейотической интерфазе, в некоторых участках значительно извита; в ядрышке различается только гранулярный компонент.

Немногочисленные удлиненные цистерны ГЭР — уже без расширений — распределены в цитоплазме более или менее равномерно, рибосом на их поверхности умеренное число; свободных рибосом заметно меньше, чем на предыдущей стадии (рис. 5). При вступлении МКС в мейоз почти все пластиды теряют крахмал, хотя в некоторых он еще сохраняется (рис. 4, *1*); пластиды разветвленной формы исчезают: в основном преобладает овально-сферическая форма пластид, но встречается и гантелевидная. Размеры пластид и митохондрий уменьшаются приблизительно вдвое по сравнению с их размерами в предмейозе; большинство митохондрий — овально-сферические, с пальцевидными кристами и небольшим числом рибосом (рис. 4, *1*), но встречаются и сильно вытянутые профили митохондрий. Диктиосомы на этой стадии довольно многочисленны, ориентированы по отношению к оболочке МКС разными полюсами и активно отчленяют пузырьки (рис. 5). В цитоплазме также содержатся вакуоли, часто — с осмиофильными включениями, и отдельные липидные капли правильной округлой формы (рис. 5).

В лептотене светлая полоска между оболочками соседних МКС расширяется (рис. 4, *1*), а между МКС, граничащими с питающим плазмодием, расширяются щели и в них проникают пузырьки с электроннопрозрачным содержимым и осмиофильное вещество. Плазмодесмы большей частью исчезают, хотя кое-где они еще заметны (рис. 4, *1*); оболочка весьма электронноплотная. Микротрубочки малозаметны, расположены в цитоплазме в разных направлениях; микротела не наблюдались.

Обсуждение результатов

Биологический смысл формирования в ходе предмейотического развития спорангия спорогенного комплекса сложной, разветвленной формы, в котором спорогенные клетки и питающая ткань расположены мозаично, заключается, видимо, в том, что при таком расположении клеток двух типов площадь их соприкосновения значительно увеличивается и это способствует интенсификации функции питания. Тот же функциональный эффект достигается в ходе дальнейшего обособления МКС в течение мейоза благодаря проникновению питающего периплазмодия между отдельными МКС.

Рассмотрим полученные данные, отражающие изменение ультраструктуры цитоплазмы и органелл по стадиям мейоза в связи с их вероятным функциональным значением, начиная со стадии предмейотической интерфазы.

Сходные с наблюдаемыми на стадии предмейотической интерфазы у *P. nudum* локальные расширения ГЭР видны на этой же стадии в МКС у видов рода *Lilium* (Dickinson, Heslop-Harrison, 1977, рис. 14). Авторы отмечают, что в предмейотических МКС ГЭР участвует в протеиновом синтезе, а позднее, в профазе мейоза, мембраны ГЭР принимают участие в формировании так называемых мультимембранных сфер. Весьма сходные с наблюдаемыми нами локальные расширения цистерн ЭР, лишенные рибосом, описаны в меристеме первичного корня у *Cucurbita pepo* при так называемом шунтовом образовании фитолизосом (Coulomb, Coulon, 1972): когда клетке требуется высокий уровень гидролаз, происходит прямое образование первичных фитолизосом в ЭР. Действительно ли в расширениях ЭР у *P. nudum* накапливаются гидролазы, можно точно определить лишь с помощью цитохимических методов; мы же можем только отметить, что на следующей стадии, во время лептотены в цитоплазме действительно наблюдается большое число автолитических вакуолей, свидетельствующих о высоком уровне автолитической активности.

Секреторная активность отмечена перед мейозом в МКС папоротников (Pettitt, 1979), однако автор связывает ее с формированием фибриллярного материала покровов мейоцита — будущей так называемой специальной оболочки тетрады. Так или иначе локальные расширения цистерн гранулярного ЭР сопряжены у *P. nudum*, видимо, с активным синтезом и накоплением каких-то веществ, необходимых при вступлении МКС в мейоз.

Характерные для *P. nudum* на стадии предмейотической интерфазы плейоморфные лейкопласты со слабо развитой тилакоидной системой отмечаются также у цветковых в МКС на этой же стадии (Dickinson, Heslop-Harrison, 1970а, 1977). Папоротникам в предмейозе свойственна такая же плейоморфность пластид с сохранением тех же черт внутренней структуры, однако у них тилакоидная система выглядит вполне развитой (Scheffield, Bell, 1979).

Структуры, подобные ломасомам в спорогенных клетках *P. nudum*, известны для различных клеток растений; считают, что такие пограничные образования возникают путем эвагинаций клеточной мембраны с образованием группы выростов и последующей инвагинации всего этого участка (Echlin e. a., 1966; Данилова и др., 1968). Видимо, складчатость плазмалеммы необходима для обеспечения последующего быстрого роста МКС, наблюдаемого при переходе к мейозу. Сильно извитая конфигурация плазмалеммы отмечена на этой же стадии для ряда других видов, например для папоротников *Anemia phyllitidis* и *Lygodium japonicum* (Сурова, 1983) или для покрытосеменного *Helleborus foetidus* (Echlin, Godwin, 1968).

Наличие большого числа плазмодесменных связей между МКС в предмейозе, характерное для *P. nudum*, является общей чертой для папоротников (Scheffield, Bell, 1979) и для покрытосеменных (Heslop-Harrison, 1966; Теплицкая и др., 1974; Dickinson, Heslop-Harrison, 1977). Возможно, именно поэтому МКС у этих растений входят в мейоз синхронно, а в дальнейшем, в течение мейоза, синхронность развития МКС поддерживается благодаря наличию цитомиктических каналов. У *P. nudum* синхронность при вхождении МКС в мейоз и в ходе мейоза не наблюдается (рис. 1, *2*), несмотря на большое число плазмодесменных связей в предмейозе. Происходит это вследствие ранней фрагментации спорогенного комплекса питающим периплазмодием на отдельные группы.

Одним из наиболее существенных изменений при переходе МКС из предмейотической интерфазы в стадию ранней профазы у *P. nudum* является исчезновение плазмодесм между соседними МКС и появление цитомиктических каналов. Формирование в профазе мейоза сети каналов, соединяющих мейоциты, хорошо известно для цветковых, у которых цитомиктические каналы многочисленны (у некоторых видов они занимают до 23% всей поверхности МКС) и настолько широки, что нередко наблюдаются картины перетекания через них вместе с цитоплазмой различных органелл (Heslop-Harrison, 1966; Pacini, Cresti, 1978), за что каналы и получили название цитомиктических. J. Heslop-Harrison констатирует перетекание через эти каналы ядерного материала, но отмечает, что это могло быть артефактом. Содержимое пыльника в профазе у видов с большим числом широких цитомиктических каналов безусловно функционирует как ценоцит. При этом условии обеспечена синхронность прохождения мейоза в различных мейоцитах пыльника (Heslop-Harrison, 1966; Теплицкая и др., 1974). Для голосеменных характерно отсутствие на соответствующих стадиях цитомиктических каналов (Козубов и др., 1982), этим и объясняют существующую у них асинхронность мейоза в микроспороцитах.

Для папоротникообразных, с которыми многие авторы сближают псилотовые, как и для цветковых, характерно образование цитомиктических каналов в профазе мейоза с последующим их исчезновением в разное время, начиная с конца профазы (Lugardon, 1968; Scheffield, Bell, 1979; Сурова, 1983), однако в целом у них цитомиктических каналов гораздо меньше, чем у цветковых, и они имеют меньшую ширину.

О наличии многочисленных цитомиктических каналов у *P. nudum* в начале профазы вскользь упоминает B. Lugardon (1979) в своей статье, посвященной развитию спор у этого вида. По нашим наблюдениям, цитомиктические каналы, появляясь в лептотене и связывая сближенные мейоциты, не многочисленны, и более того они соединяют не все МКС даже в пределах одной ячеи. Некоторые МКС уже на этой стадии лежат обособленно; естественно, что при этом цитомиктические каналы не образуются. Постоянная ассоциация цитомиктических каналов и мест их усиленного образования с группами везикул наводит на предположение, что везикулы содержат вещества, способствующие лизису клеточной оболочки в этих местах и образованию просвета, выстланного плазмалеммой. Не исключено, что цитомиктические каналы образуются на месте бывших плазмодесм. Прохождение через цитомиктические каналы клеточных органелл мы не наблюдали. Сравнительно небольшое число цитомиктических каналов и их отсутствие между некоторыми МКС объясняют, очевидно, неполную синхронизацию развития МКС, находящихся даже в одной ячее.

Как было упомянуто выше, в начале профазы мейоза у ряда растений начинается общая реорганизация цитоплазмы; она была обнаружена сначала у цветковых. Наши наблюдения не показывают у *P. nudum* появления мультимембранных сфер, содержащих участки цитоплазмы с органеллами, однако наблюдается образование значительного числа цитосегресом, содержимое которых явно подвергается лизису, способствуя формированию цитосом — вторичных автолитических вакуолей (Васильев, 1972). Эта черта цитоплазмы МКС на стадии лептотены является наиболее заметной. Следует подчеркнуть, что для видов, у которых обнаружено формирование мультимембранных сфер, как правило, не характерно наличие автолитических вакуолей, и наоборот, у видов, образующих автолитические вакуоли в профазе мейоза, не отмечено наличия мультимембранных сфер. Это наводит на предположение, что у них различна локализация гидролитических ферментов.

У *P. nudum*, как и у покрытосеменных, в лептотене начинаются исчезновение крахмала из пластид и редукция тилакоидной системы (Dickinson, Heslop-Harrison, 1970a, 1977). У папоротникообразных, однако, деградация структуры пластид заходит гораздо дальше: внутренняя и внешняя мембраны пластид исчезают, так что пластиды идентифицируются только по пластоглобулам и немногочисленным зернам крахмала (Scheffield, Bell, 1979). У голосеменных в мейозе наблюдаются пластиды с одиночными крахмальными зернами; форма пластид, как и митохондрий, сложная, с выростами и перетяжками (Козубов и др., 1982). В лептотене у *P. nudum* наличие сильно вытянутых профилей митохондрий означает, возможно, их деление. Необходимость этого процесса в ходе мейотического деления, требующего большого количества энергии, ясна. Делящиеся митохондрии присутствуют на этой стадии у покрытосеменных; часть этих органелл имеет сильно увеличенные размеры. У папоротников митохондрии на этой стадии, как и большинство их у *P. nudum*, сферически-овальные, с пальцевидными кристами.

Таким образом, у *P. nudum* в лептотене мейоза, так же как у папоротников и цветковых, наблюдаются признаки реорганизации цитоплазмы и изменение структуры органелл по сравнению со стадией предмейотической интерфазы; эти изменения в указанных группах схожи, но имеют свои характерные черты. Меньше сходства обнаруживается между названными группами и голосеменными.

Из полученных результатов можно сделать следующие выводы.

1. Комплекс спорогенных клеток *Psilotum nudum*, находящихся в предмейотической интерфазе, имеет сложную, разветвленную форму, в результате чего взаимное расположение спорогенной и питающей тканей мозаично, что облегчает доступ питательных веществ ко всем клеткам спорогенного комплекса.

2. Для предмейотической интерфазы характерен плазмодесменный тип связи между спорогенными клетками.

3. При переходе от предмейотической интерфазы к мейозу тип межклеточных связей между МКС меняется: плазмодесмы исчезают и появляются цитомиктические каналы. При этом (видимо, вследствие лизиса срединной пластинки гидролазами) начинается проникновение питающего периплазмодия между некоторыми МКС, приводящее к разделению спорогенного комплекса

на группы клеток, которые оказываются лежащими в полости ячей, ограниченных периплазмодием.

4. В ходе мейоза процесс обособления МКС продолжается и в пределах ячей. Вследствие не совсем одновременного окончания предмейотической интерфазы, а также раннего и интенсивно нарастающего по ходу мейоза обособления МКС наблюдается асинхронность их развития в пределах спорангия.

5. В лептотене в цитоплазме МКС начинаются снижение числа рибосом и повышение уровня гидролитических процессов. Параллельно с этими процессами происходит изменение органелл, особенно пластид.

Автор приносит большую благодарность А. Е. Васильеву за ценные советы при работе над рукописью.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев А. Е. Вакуоли. Лизосомный аппарат. — В кн.: Атлас ультраструктуры раст. клеток. Петрозаводск: Изд-во Ин-та леса АН СССР, КФ, 1972, с. 178—189. — *Данилова М. Ф.*, *Мирославов Е. А.*, *Васильев А. Е.* О природе так называемых ломасом и некоторых особенностях поверхности протопласта растительных клеток. — Бот. журн., 1968, т. 53, № 11, с. 1543—1557. — *Козубов Г. М.*, *Тренин В. В.*, *Тихова М. А.*, *Кондратьева В. П.* Репродуктивные структуры голосеменных (сравнительное описание). Л.: Наука, 1982. 104 с. — *Мейер К. И.* Развитие спорангия у *Psilotum triquetrum* Sw. — Бюл. МОИП, 1928, т. 37. № 1—2, с. 52—64. — *Резникова С. А.* Закономерности клеточной дифференцировки при микроспоро- и гаметогенезе: Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. М., 1975. 46 с. — *Сурова Т. Д.* Электронномикроскопическое изучение спорогенеза у папоротника *Anemia phyllitidis* (*Schizaeaceae*). — Тез. докл. VII дел. съезда ВБО. Донецк, 1983. Л.: Наука, 1983, с. 269. — *Тахтаджян А. Л.* Отдел псилотовидные (*Psilotophyta*). — В кн.: Жизнь растений, т. 4. М.: Просвещение, 1978, с. 125—130. — *Теплицкая Л. М.*, *Миляева Э. Л.*, *Резникова С. А.* Изменение ультраструктуры спорогенных клеток *Lilium candidum* в период мейоза. — Тез. докл. III Всес. симп. по примен. электрон. микроскопии в бот. иссл. Петрозаводск, 1974, с. 101—103. — *Coulomb Ph.*, *Coulon J.* Origine et fonctions des phytolysosomes dans le meristeme radiculaire de la courge (*Cucurbita pepo* L. Cucurbitacée). I. Origine des phytolisosomes. Relations reticulum endoplasmique—dictiosomes—phytolysosomes. — J. Microsc. (Paris), 1972, vol. 13, N 2, p. 263—280. — *David A.* Contribution à l'etude des *Psilotales*. — Thès. Univ. Lyon, 1965. 147 p. — *Dickinson H. G.*, *Heslop-Harrison J.* The behaviour of plastids during meiosis in the microsporocyte of *Lilium longiflorum* Thunb. — Cytobios, 1970a, vol. 6, p. 103—118. — *Dickinson H. G.*, *Heslop-Harrison J.* The ribosome cycle, nucleoli and cytoplasmic nucleoloides in the meiocytes of *Lilium*. — Protoplasma, 1970b, vol. 69, N 2, p. 187—200. — *Dickinson H. G.*, *Heslop-Harrison J.* Ribosomes, membranes and organelles during meiosis in angiosperms. — Phil. Trans. Roy. Soc. London, B., 1977, vol. 277, N 955, p. 327—342. — *Drahowzal G.* Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Pollenkornen. — Öst. Bot. Z., 1936, Bd 85, Hf 4, S. 241—269. — *Dunbar A.* The effect of centrifugal force on the ontogeny of *Eleocharis mamillata* pollen. — Bot. Notis., 1979, vol. 132, N 3, p. 419—433. — *Echlin P.*, *Godwin H.* The ultrastructure and ontogeny of pollen in *Helleborus foetidus* L. II. Pollen grain development through the callose special wall stage. — J. Cell Sci., 1968, vol. 3, N 2, p. 175—186. — *Echlin P.*, *Godwin H.*, *Chapman B.*, *Angold R.* The fine structure of polyvesicular bodies associated with cell walls in the developing anthers of *Ipomoea purpurea* L. — In: Electron Microsc., 2. Tokyo, 1966, p. 317—318. — *Fabbri F.* Aspetti ultrastructturali della sporogenesi in *Psilotum nudum* (L.) Beauv. — Giorn. Bot. Ital., 1972, t. 106, N 5, p. 282. — *Fabbri F.*, *Morassi Bonzi L.* Observations on nuclear pores of freeze-etched spore mother cells of *Psilotum nudum* (L.) Beauv. during early stages of meiotic prophase. I. Preliminary report. — Caryologia, 1976, t. 28, N 4, p. 549—559. — *Godwin H.* The origin of the exine. — New Phytol., 1968, vol. 67, N 3, p. 667—676. — *Heslop-Harrison J.* Cytoplasmic connexions between angiosperm meiocytes. — An. Bot., 1966, vol. 30, N 118, p. 221—230. — *Heslop-Harrison J.* Wall pattern formation in angiosperm microsporogenesis. — In: Control mechanism of growth and differentiation. Symp. Soc. Exp. Biol., N 25. Cambridge: Univ. Press, 1971a, p. 277—300. — *Heslop-Harrison J.* The cytoplasm and its organelles during meiosis. — In: Pollen: development and physiology. London: Butterworths, 1971b, p. 16—31. — *Heslop-Harrison J.* Compartmentation in anther development and pollen-wall morphogenesis. — In: Cell compartmentation and metabolic channeling. Int. Symp. Dtsch. Acad. Naturforsch. Leohold. Thuringia, Jena: 1980, p. 471—484. — *Hiraoka T.* Studies of mitosis and meiosis in comparison. IV. A contribution to the study of the origin of the «bouquet» and its formation. — Cytologia, 1941, vol. 11, N 4, p. 483—492. — *Lugardon B.* Sur l'existance de liasions protoplasmiques entre les cellules-mères des microspores de Ptéridophytes au cours de prophase hétérotypique. — C. R. Acad. Sci., 1968, t. 267, N 6, p. 593—596. — *Lugardon B.* Sur la formation du sporoderme chez *Psilotum triquetrum* Sw. (*Psilotaceae*). — Grana, 1979, t. 18, N 3, p. 145—165. — *Mackenzie A.*, *Heslop-Harrison J.*, *Dickinson H. G.* Elimination of ribosomes during meiosis prophase. — Nature (London), 1967, vol. 215, N 5104, p. 997—999. — *Pacini E.*, *Cresti M.* Ultrastructural characteristics of the tapetum and microspore mother cells in *Lycopersicum peruvianum* during meiotic prophase. — Bul. Soc. Bot. France, 1978, vol. 125, N 1—2, p. 121—128. — *Pettitt J. M.* Regression and elimination of cytoplasmic organelles during meiosis in *Lycopodium*. — Grana, 1978, vol. 17, N 2, p. 99—105. — *Pettitt J. M.* Ultrastructure and cytochemistry of spore wall morphogenesis. — In: The Exper. Biol of Ferns. London etc.: Acad. Press, 1979, p. 211—252. —

Scheffield E., *Bell P.* Ultrastructural aspects of sporogenesis in a fern, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. — Ann. Bot., 1979, vol. 44, N 4, p. 393—405. — *Scheffield E.*, *Laird S.*, *Bell P. R.* Ultrastructural aspects of sporogenesis in the apogamous fern *Dryopteris borreri.* — J. Cell Sci., 1983, vol. 63, p. 125—134.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 II 1984.

SUMMARY

The investigation deals with one of the most primitive vascular plants — *Psilotum nudum* — and contains the data concerning the changes of cytoplasm and organelles of spore mother cells (SMC) and nucleocytoplasmic interactions during meiosis. In present report the changes since premeiotic interphase to leptotene are described. The most characteristic features of premeiotic SMC are 1) the high level of intercellular plasmodesmal connections; 2) endoplasmic reticulum (ER) with dilatations of its cysternes in state of secretion and 3) dense cytoplasm with considerable number of ribosomes. During transition from premeiotic interphase to meiosis the type of intercellular connections alters: plasmodesmata dissapear and cytomictic channels form. At the same time nutritive periplasmodium which surrounds the complex of sporogenous cells begins to penetrate between some SMC, resulting in dividing the complex to groups. Because of early and intense separation of one SMC from another the latters develop asynchronously. Elimination of ribosomes, dedifferentiation of plastids begin to develop in leptotene; many autolitic vacuoles appear in cytoplasm at this time. The results obtained are discussed in connection with corresponding data on other systematic groups of plants.

УДК 582.572.2

В. С. Чупов

ПОЛОЖЕНИЕ СЕМЕЙСТВА *LILIACEAE* S. STR. (ПОДСЕМЕЙСТВО *LILIOIDEAE* СЕМЕЙСТВА *LILIACEAE* S. L.) В СИСТЕМЕ. АНАЛИЗ ПРИЗНАКОВ

V. S. CHUPOV. THE POSITION OF THE FAMILY *LILIACEAE* S. STR. (SUBFAMILY *LILIOIDEAE* OF THE FAMILY *LILIACEAE* S. L.) IN THE SYSTEM. AN ANALYSIS OF CHARACTERS

Рассматривается распределение некоторых морфологических, анатомических и эмбриологических признаков на фоне предложенного ранее (Чупов, 1984) на основании серотаксономического исследования фрагмента филогенетической схемы однодольных.

В предыдущей работе (Чупов, 1984) были сообщены результаты сравнительно-серологического анализа белков пыльцы группы семейств однодольных, принадлежащих к подклассам *Liliidae*, *Arecidae*, *Commelinidae*. Подтвердились данные, полученные ранее при серотаксономическом исследовании белков семян о значительной удаленности представителей сем. *Liliaceae* s. str. от большинства других родов, обычно объединяемых в сем. *Liliaceae* s. l. На основе сравнительно-серологических исследований белков семян и пыльцы была построена схема филогенетических отношений изученных семейств (рис. 1). Рассмотрим, как она согласуется с данными других методов исследования.

При анализе признаков мы будем располагать роды и семейства в той очередности, которая следует из формы предлагаемой нами филемы (Чупов, Кутявина, 1980; Чупов, 1984). В таксономическом плане следует отметить следующие ее особенности: 1. Сем. *Liliaceae* принимается в составе триб *Lilieae*, *Tulipeae*, *Gageae*. На основании незначительного количества серологических данных, но главным образом исходя из анализа морфологических признаков можно заключить, что ближайшими предковыми группами для него являются *Calochortaceae*, *Uvulariaceae*, *Colchicaceae*. 2. Сем. *Amaryllidaceae* принимается в узком смысле, без *Alliaceae*, *Agavaceae*, *Ixioliriaceae*, *Hypoxidaceae* и пр. 3. Сем. *Phormiaceae* в узком смысле составляют роды *Phormium*, *Dianella*, *Excremis*, *Stypandra*. К ним по результатам серологического исследования тяготеют роды *Simethis* и *Eustrephus*. Все вместе они образуют группу таксонов, обладающих трихотомсулькатной пыльцой. В этой группе род *Eustrephus* имеет обычную для однодольных монокольпатную пыльцу, но трехщелевая известна у близкого рода *Geitonoplesium* (Erdtman, 1966). Не обладает такими пыльцевыми зернами, но близок к ним по данным серологии и по анатомии специфических разветвленных септальных нектарников (см. Schniewind-Thies, 1897) род *Hemerocallis*. 4. Сем. *Agavaceae* принимается в составе триб *Agaveae*, *Yucceae*, *Hosteae*. К ним по серологическим данным тяготеют роды *Camassia* и *Ixiolirion*, а по серологическим и эмбриологическим (Cave, 1955) признакам — и род *Hesperocallis*. 5. Сем. *Polygonataceae* рассматривается без родов *Disporum* и *Streptopus*. Габитуально, наличием ягодообразного плода эти роды действительно напоминают некоторые виды рода *Polygonatum*, хотя по внешнему виду не меньше похожи и на род *Tricyrtis*. Однако по данным серологии (Чупов, Кутявина, 1978), строению экстрорзно раскрывающихся гипопельтатных или почти гипопельтатных тычинок (см. табл. 4) и наличием перигониальных нектарников роды *Disporum* и *Streptopus* тяготеют к сем. *Melanthiaceae*.

В чисто номинационных целях крупным филам нашей схемы мы придаем следующие названия: от сем. *Dracaenaceae* до сем. *Asphodelaceae* — *Asparagales*,

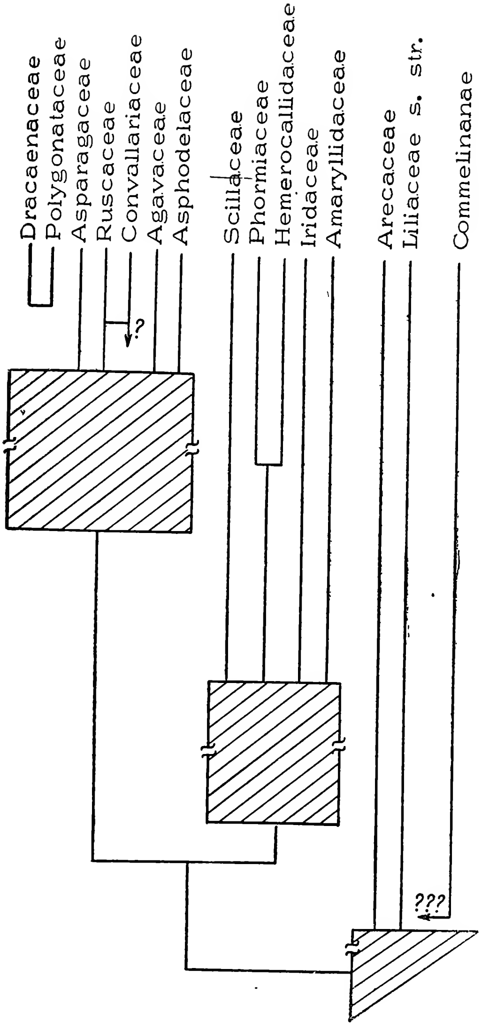


Рис. 1. Схема филогенетических отношений некоторых порядков однодольных (по: Чупов, 1984).

от сем. *Scillaceae* до сем. *Amaryllidaceae*— *Phormiales*, *Arecaceae* с тяготеющими к нему семействами — *Arecales*, *Liliaceae* с *Uvulariaceae*, *Calochortaceae*, *Colchicaceae* — *Liliales*. Положение *Scillaceae* нам кажется промежуточным между *Asparagales* и *Phormiales*. Выделенные «порядки» мы считаем в достаточной мере условными, так как специально не рассматривали соотношения таксономических рангов заключенных в них групп.

Первое, что может обратить на себя внимание, — это положение группы, обозначенной нами как порядок *Liliales*. Он поставлен так же далеко от *Asparagales* и *Phormiales*, как и *Arecales*. Результаты серологического исследования, хотя и статистически не достоверные из-за малого объема выборки данных о пальмах, все же могут указывать на еще большую обособленность собственно лилейных от остальных рассмотренных нами родов *Liliidae* и на то, что возможно помещение *Arecales* между *Phormiales* и *Liliales*. В большинстве современных систем (Тахтаджян, 1966; Takhtajan, 1980; Stebbins, 1974; Thorne, 1976; Cronquist, 1980; Dahlgren, 1980, и др.) однодольные разделяются на три-пять подклассов или соответствующих им подразделений. При этом *Liliales* и *Arecales* находятся в разных подклассах. Несколько сближает их, рассматривая в составе одного отдела, J. Hutchinson (1973).

Суммируя данные этих исследователей, можно отметить, что основанием для выделения *Arecidae* (включая *Arecales*, *Cyclanthales*, *Pandanales*, *Typhales*) в отдельный подкласс являются следующие макроморфологические признаки: склонность к образованию початковидного соцветия, своеобразный костянковидный, реже ягодообразный одно- или малосеменной плод или плод-орешек, склонность к раздельнополости и двудомности. Надо, однако, отметить, что все эти признаки, за исключением, может быть, только малосемянности плодов (вернее их гнезд), не выражены достаточно строго, а имеют становление уже в пределах самого подкласса *Arecidae*. Наличие присоцветных листьев и древовидность — явление, широко распространенное среди однодольных. Видоизмененные листья при соцветиях имеются у *Alliaceae*, *Amaryllidaceae*, *Aphyllanthaceae*, *Pontederiaceae*, *Juncaceae*, *Butomaceae*, некоторых *Asphodelaceae*, у парциальных соцветий *Musaceae*. Древовидные представители преобладают среди *Dracaenaceae*, *Xanthorrhoeaceae*, *Agavaceae*, встречаются у *Juncaceae* (*Prionium*), *Poaceae* (*Bambusoideae*), *Vellosiaceae*, *Asphodelaceae*, *Phormiaceae*.

А. Имс (1964), опираясь в основном на оригинальный тип развития листьев пальм и циклантусовых, а также на нижнеюрские палеоботанические находки, высказывается за очень древний возраст *Arecaceae*. Однако R. Read и L. Hickey (1972), переисследовавшие ископаемый материал, пришли к заключению о том, что выводы предыдущих авторов несли в себе ошибки таксономического или стратиграфического характера и что самые древние достоверные остатки пальм могут быть отнесены не позднее чем к середине или концу мелового периода. Наличие же у таких родственников пальм, как *Pandanaceae*, *Typhaceae*, *Sparganiaceae*, обычного для однодольных типа листа может рассматриваться как весьма серьезное доказательство вторичности пальмовидного листа.

Все перечисленные особенности являются признаками скорее таксономическими, имеющими не очень большое значение для построения филогенетической схемы. Важным признаком, который можно рассматривать как указание на довольно раннее ответвление *Arecales* от основного ствола однодольных, является наличие у некоторых пальм апокарпного гинецея. Однако и он не является более примитивным, чем гинецей некоторых *Melanthiaceae*.

Если обратиться к другим подклассам однодольных, то можно увидеть, что *Commelinidae* вообще упразднены в последнем варианте системы А. Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 1980), а *Alismatidae* является очень монолитной группой. Это почти всегда водные или болотные травянистые многолетники, обладающие, за редким исключением, расширенными, часто черешковыми листьями, дифференцированным на два круга околоцветником, часто полимерным андроцеем, полимерным и апокарпным гинецеем и семенами без эндосперма. Даже если учесть, что полимерия андроцея характерна для некоторых пальм, гинецея — для некоторых пальм и (паракарпного) для *Pandanaceae*, а черешковость листьев — для *Zingiberales*, *Arecales*, *Arales* и единичных родов или видов *Liliidae* и *Commelinidae*, специфичность по морфологическим признакам *Alismatidae* гораздо более высокая, чем *Arecidae*.

Эмбриологические признаки

В последней сводке по цитоэмбриологии покрытосеменных В. А. Поддубной-Арнольди (1982) приведены обобщенные для семейств данные примерно по сорока признакам. Большая их часть не имеет таксономического значения на рассматриваемом уровне: они либо постоянны или почти постоянны в пределах всего класса однодольных, либо обладают слишком большой изменчивостью и могут быть полезными для характеристики более мелких групп.

Восемь признаков оказались таксономически значимыми на уровне подклассов. В табл. 1 показано их распределение. Для характеристики степени изученности в графе 2 указывается общее число семейств в подклассе в основном по Тахтаджяну (Takhtajan, 1980) с некоторыми изменениями. В следующих графах приводится число семейств, несущих тот или иной признак. Если в пределах семейства встречаются два признака, то каждому отводится по 0.5 единицы. Объем подклассов принят в основном тот же, что и у Поддубной-Арнольди, но чтобы четче их охарактеризовать, исключено из рассмотрения некоторое количество сомнительных для нас по систематическому положению семейств: *Araceae*, *Lemnaceae*, *Triuridaceae*, *Velloziaceae*, *Haemodoraceae*, *Stemonaceae*, *Pontederiaceae*, *Smilacaceae*, *Orchidaceae*, *Juncaceae*, *Cyperaceae*, *Bromeliaceae*, *Commelinaceae* (что составляет примерно 16% от изученного числа семейств).

Первый рассматриваемый признак — тип тапетума. Существуют две системы его классификации: по виду структуры на конечной стадии развития и по состоянию к моменту мейоза в микроспороцитах. К сожалению, обе классификации используют одну и ту же терминологию. Это и необходимость выяснения возможностей обоих типов классификации заставили нас обратиться к первоисточникам: по типификации — P. Claussen (1927), П. Магешвари (1954), K. Carniel (1963), Поддубной-Арнольди (1964), О. П. Камелиной (1977, 1981), Е. Л. Кордюм (1978); по конкретным группам — к данным, частично приведенным в этих же работах, а также у C. Venkatesch (1952), B. Swamy, K. Lakschman (1962), Е. И. Савич (1967, 1969), G. Schwanitz (1967), K. Lakschman (1970a, b), J. Asplund (1972, 1973). Анализ этой литературы показал следующее:

1) возможно, что время возникновения амебоидной активности не строго фиксировано. Так, у *Sagittaria sagittifolia* L. Claussen (1927) отмечает ее на стадии тетрад, а Савич (1967) — на стадии делений созревания; 2) внутри некоторых семейств (*Araceae* — Claussen l. c.; *Asteraceae* — Carniel l. c.), а возможно, даже и родов (ср. данные Claussen (1927) и Магешвари (1954) по *Potamogetonaceae* и

Aponogetonaceae) встречаются резко различающиеся типы тапетума; 3) вероятно, можно обнаружить непрерывный ряд по времени возникновения периплазмодия (по литературным данным сделать это трудно, так как каждый автор обращает внимание на разные особенности); провести резкую границу между секреторным и периплазмодиальным типами в смысле Carniel—Камелиной будет трудно. Наконец, в таксономическом плане ни та, ни другая классификация не имеет преимуществ. Так, если придерживаться классификации Claussen (1927), то в подклассе *Alismatidae* найдем только амебоидный тип тапетума, а у *Arecidae* — амебоидный и секреторный. По классификации Carniel—Камелиной среди *Alismatidae* отмечаются периплазмодиальный и секреторный типы, а у *Arecidae* — разные подтипы секреторного типа. Некоторая расплывчатость и недоработанность новой классификации, а также отсутствие таксономических преимуществ заставляют остановиться на старом ее типе.

Из табл. 1 видно, что по типу тапетума *Alismatidae* резко отличаются от *Liliidae* и *Commelinidae*, а *Arecidae*, где с одинаковой частотой встречаются оба типа, занимают промежуточное положение.

Наличие орбикул не является самостоятельным признаком, так как они могут образовываться только при секреторном тапетуме. Все же можно отметить, что их находят в отдельных семействах всех таксонов секреторно-тапетального типа.

По типу эндосперма несколько более стабильны подклассы *Alismatidae* и *Commelinidae*, в то время как у *Liliidae* и *Arecidae* разные типы эндосперма встречаются с одинаковой частотой. Можно сказать, что нестабильность или переходность типа эндосперма одинаково характерны для этих двух подклассов.

Анализ остальных признаков показывает, что только по типу образования микропиле *Arecidae* отличается от *Liliidae*. В остальном оба подкласса составляют единую группу, от которой *Alismatidae* и *Commelinidae* отличаются по трем-четырем признакам. На рис. 2 эта ситуация представлена графически. Анализ проводили по преобладающему выражению признака. Видно, что центральное место занимает единая группа *Liliidae—Arecidae*. По числу клеток

ТАБЛИЦА 1

Распределение эмбриологических признаков среди семейств в подклассах однодольных (по: Поддубная-Арнольди, 1982)

Подкласс однодольных	Число семейств в подклассе	Тип тапетума		Наличие орбикул		Зрелая пыльца		Тип нуцеллуса		Тип семяпочки			Образование микропиле		Наличие париетальных клеток		Тип эндосперма		Наличие Caryophyllad-типа зародыша	
		амебоидный	секреторный	есть	нет	2-клеточная	3-клеточная	тенуинуцеллятный	крассинуцеллятный	ортотропная	анатропная	другие типы	внутренним интегументом	обоими интегументами	есть	нет	гелобиальный	нуклеарный	есть	нет
		1		2		3		4		5			6		7		8		9	
Alismatidae	14	11	0	0	11	2.5	8.5	2	9	2.5	6.5	1	9	1	8	3	8	3	11	0
Arecidae	6	2.5	2.5	1		5	0	0	5	0	4.5	0.5	0.5	2.5	4		2.5	2.5	0	5
Liliidae	46	3	25	1		20	1.5	2	20	1	21	1	17	6	16	6	8.5	11	1	8
Commelinidae	12	0	5	1		1	4	4	1	4	0	0.5	2	3	0	5	1	4	0	4

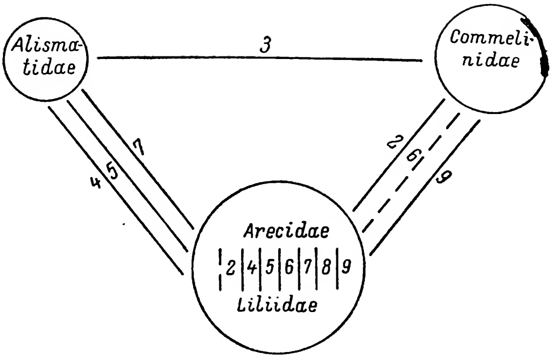


Рис. 2. Связи между подклассами однодольных по эмбриологическим признакам.

Сплошные линии — признаки, общие для преобладающего числа семейств в подклассе; *прерывистые линии* — признаки, общие примерно для половины семейств в подклассе; *цифры* у линий — номера признаков в табл. 1.

пыльцы, типу зародыша и типу эндосперма от нее отличается подкласс *Alismatidae*. У *Arecidae* с одинаковой частотой встречаются оба типа тапетума. По этому признаку он как бы занимает промежуточное положение между *Alismatidae* и *Liliidae*. Числом клеток в зрелой пыльце, типом нуцеллуса, типом семяпочки, отсутствием париетальных клеток от *Liliidae—Arecidae* отличается подкласс *Commelinidae*.

В заключение обзора морфологических и эмбриологических данных можно сказать, что *Arecidae* обладают некоторым набором специфических морфологических признаков, которыми они не очень четко отличаются от большого подкласса *Liliidae*. По эмбриологическим признакам эти два подкласса не различимы. Резко по обоим типам признаков от этой группы отличается подкласс *Alismatidae*, а по эмбриологическим признакам — *Commelinidae*. Эти данные подтверждают вывод о близком или даже интеркалярном помещении *Arecidae* между различными порядками *Liliidae*, которое сделано нами на основе серологических данных.

ТАБЛИЦА 2

Типы нектарников однодольных (по: Daumann, 1970, с дополнениями)

Подкласс	Порядок	Семейство	Число изученных		Число родов, у которых нектарники								
			родов	видов	отсутствуют	рыльцевые	столбиковые	поверхностные гинецеальные	внешние септальные	внутренние септальные	андроцеальные	диск	перигониальные
Alismatidae		*Alismataceae*	5	15				2	3	2			1
		Butomaceae	1	1		1				1			
		Aponogetonaceae	1	1					1	1			
		Hydrocharitaceae	3	3							3		
		Juncaginaceae	1	2	1								
		Limnocharitaceae	2	2				2	1	1			
Liliidae—Arecidae	*Liliales*	*Melanthiaceae*	4	6	1			1	1				1
		Colchicaceae	1	8							1		
		Calochortaceae	1										1
		Uvulariaceae	3	6									3
		Liliaceae s. str.	12								1?		11
	Arecales	*Arecaceae*	9	11	4			1	2	1	1		
		Cyclanthaceae	1	1	1								
	Phormiales	*Amaryllidaceae*	18	28						16		2	1
		Iridaceae	22	89			1			10	1		12
		Hemerocallidaceae	1	5						1			
		Phormiaceae	2	2						1	1		
		Scillaceae	13	28						28			
	Asparagales	*Asphodelaceae*	12	24	2					10			
		Alliaceae	3	12						3			
		Agavaceae	8	14						8			
		Dracaenaceae	3	7						3			
		Polygonataceae	4	8	1					3			
		Ruscaceae	2	4	2								
		Convallariaceae	3	3	3								

Большинство авторов, занимавшихся объемом подсем. *Lilioideae*, обращали большое внимание на тип нектарников и строение тычинок (Buxbaum, 1937; Schnarf, 1948; Schulze, 1980). Рассмотрим эти и некоторые другие морфологические и анатомические признаки на более широком фоне однодольных.

Нектарники

В табл. 2, составленной в основном по данным обобщающей работы E. Daumann (1970), показана встречаемость различных типов нектарников у однодольных. Как видно из этого обзора, наблюдения разных исследователей не всегда совпадают, однако автор находит возможным прийти к определенным выводам. (Мы все же не можем согласиться с ним относительно отсутствия перигониальных нектарников в роде *Alstroemeria*; см. также: Баранова, 1982).

Как видно из приведенных в табл. 2 данных (к 9 родам сем. *Liliaceae*, представленным у Daumann, мы добавили *Sandersonia*, *Ornithoglossum*, *Calochortus*, *Lloydia*, *Nomocharis*, см.: Тахтаджян, 1982; Мордак, 1982), сем. *Liliaceae* резко отличается от всех других групп наличием почти исключительно перигониальных нектарников. Этот тип нектарников изредка встречается в таких примитивных группах, как *Alismataceae* и *Melanthiaceae*, и у некоторых *Phormiales*. В наиболее продвинутом порядке *Asparagales* перигониальные нектарники отсутствуют. На основании этого можно полагать, что *Liliales* ответвились от остальных однодольных не позднее, чем *Amaryllidaceae* или *Iridaceae*, но, судя по строгой выдержанности признака у широкой группы семейств, весьма вероятно и более раннее их появление. Об этом говорит и анализ рассмотренных ниже признаков.

У *Arecales* встречаются как более продвинутые внутренние септальные, так и примитивные поверхностные и внешние септальные нектарники. Это можно рассматривать как указание на то, что этот порядок стоит в самом начале септально-нектарниковой линии эволюции в своей филе *Arecales—Phormiales—Asparagales*.

ТАБЛИЦА 3

Встречаемость различных типов перфорационных пластинок в сосудах ксилемы корней некоторых *Liliidae* (по: Cheadle, Kosakai, 1971)

Порядок	Исследованные таксоны	Число исследованных видов	Типы пластинок в ранней метаксилеме	Типы пластинок в поздней метаксилеме
Asparagales	*Asparageae*	4	4.25	5.00
	Polygonateae	7	1.71	2.42
	Convallarieae	1	3.00	4.00
	Aloineae	16	3.75	4.66
	Kniphofieae	4	2.25	3.00
	Aphyllanteae	1	3.00	4.00
	Asphodeleae	22	4.36	4.90
Phormiales	*Scilleae*	23	1.47	2.04
	Dianelleae	7	1.86	3.50
	Hemerocallideae	4	1.00	1.00
Melanthiales и *Liliales*	*Tulipeae*	8	1.00	1.00
	Uvularieae	6	1.00	1.00
	Colchiceae	1	1.00	1.00
	Iphigenieae	3	1.00	1.00
	Tricyrtideae	2	1.00	1.00
	Veratreae	2	1.00	1.00
	Narthecieae	1	1.00	1.00

Примечание. Типы пластинок: 5 — только простые перфорации, 4 — главным образом простые, 3 — простые и лестничные, 2 — главным образом лестничные, 1 — только лестничные.

Типы перфораций поперечной стенки сосудов

V. Cheadle и H. Kosakai (1971) в своей обобщающей работе, посвященной сосудам *Liliaceae*, приводят таблицу, в которой отражен уровень специализации их перфорационных пластинок. Фрагмент этой таблицы представлен ниже (табл. 3).

Из таблицы видно, что представители *Liliales*, так же как и члены наиболее примитивной группы *Melanthiales*, обладают перфорационными пластинками сосудов только с лестничной перфорацией. *Phormiales* занимает промежуточное положение, а у *Asparagales* преобладают сосуды наиболее продвинутого типа с простой перфорацией. Довольно низкий индекс продвинутости *Polygonateae*, вероятно, связан со сборным характером этой группы. Таким образом, особенности строения сосудов рассматриваемой группы поддерживают как представление о возможности выведения *Liliales* независимой ветвью от наиболее примитивных *Liliidae*, так и общее предлагаемое расположение порядков в этом подклассе. Анализ данных работы P. Wagner (1977), посвященной более широкому кругу однодольных, показывает, что тип перфораций иногда тесно связан с экологическими возможностями организма. Так, только простые перфорации сосудов корней пальм, видимо, входят в комплекс ароморфных преобразований, способствующих процветанию этих организмов. Другие изученные *Arecidae* — *Typhales*, *Pandanales*, *Cyclanthales* — имеют сосуды корней только с лестничными перфорациями. Это позволяет выводить всю данную филу от достаточно примитивных предков.

Некоторые особенности строения цветков однодольных

В табл. 4 представлены данные проведенного нами анализа некоторых особенностей строения цветков однодольных. Чтобы иметь уверенность в типе положения пыльника, под бинокулярной лупой исследовали готовые к распусканию бутоны. Не исключено, что соотношение размеров деталей в раскрытом цветке будет несколько иным, так что цифры в графах 4—6 приблизительные. Тип раскрывания пыльника указывается по положению щели в закрытом состоянии пыльцевых мешков. Положение контактных поверхностей открытого пыльника в разные стадии пыления должно явиться предметом специального исследования.

Подробный разбор данных этой таблицы мы надеемся провести в следующей статье. Здесь же отметим, что *Liliales* могут быть непосредственно связаны с наиболее примитивными однодольными — *Alismatidae* и *Melanthiaceae* — гипопельтатными (прикрепленными к нити с адаксиальной стороны связника) тычинками, которые часто имеют экстрорзное раскрытие, сильным развитием связника, большим и часто неопределенным числом жилок в листочках околоцветника.

Привлекая к разбору и общеизвестные макроморфологические признаки, мы можем прийти к следующему выводу: морфологические, эмбриологические и некоторые анатомические признаки хорошо согласуются с предложенным на основе серологического исследования фрагментом схемы однодольных, создавая довольно цельную картину эволюции группы. Эмбриологические данные подтверждают единство филы *Liliidae—Arecidae* и самостоятельность *Alismatidae* и *Commelinidae*. Примитивность строения сосудов не противоречит близости сем. *Liliaceae* s. str. к примитивным членам *Liliidae*. Наличие перигониальных нектарников, гипопельтатных тычинок, листочков околоцветника с большим и неопределенным числом жилок указывает на то, что это семейство вместе со своими предками *Calochortaceae*, *Uvulariaceae* и *Colchicaceae* представляет собой самостоятельную линию развития, берущую начало от предков, сходных с *Melanthiaceae*. Этой группе противостоит берущая начало, видимо, от тех же предков фила *Arecales—Phormiales—Asparagales*, в которой эволюция идет в направлении развития септальных нектарников, эпипельтатных тычинок, антоциановой окраски и вторично уменьшенного размера цветков, собранных в многоцветковые соцветия, уменьшения числа жилок в листочках околоцветника обоих кругов до одной, редукции листьев на цветоносных побегах. У более

ТАБЛИЦА 4

Некоторые особенности строения цветков однодольных

Исследованные виды	Тип тычинок	Раскрывание пыльников	Место прикрепления пыльника к нити снизу	Недоразвитие связника		Подвижность пыльников	Число жилок в листочках околоцветника		Сокращенность листочков околоцветника
				снизу	сверху		внешний круг	внутренний круг	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Alismataceae									
Alisma plantago-aquatica L.	Г	Э	1/3	1/3	0	П	9	9	0
Alisma sp.	Г	Э	1/3	1/3	1/10	П	М	М	0
Butomus umbellatus L.	Т	Л				П	9	9	0
Melanthiaceae									
Veratrum lobelianum Bernh.	Г	Э	0	0	0	Н	М	М	0
Zigadenus elegans Pursh	Г	Э	0	0	0	Н	М	М	0
Uvulariaceae									
Gloriosa rotschildiana O'Brien.	Г	Э	1/2	1/20	0	П	М	М	0
G. superba L.	Г	Э	1/2	0	0	П	М	М	0
Littonia modesta Hook.	Г	Л	1/3	0	0	П	М	М	0
Tricyrtis latifolia Maxim.	Г	Э	1/2	0	0	П	5—7	5—7	0
Streptopus amplexifolius (L.) DC.	Г	ЭЛ	1/10	1/20	0		3—5	3—5	0
Disporum lanuginosum Nichols.	Г	Э	1/3	1/5	0	П	1—3	1—3	0
Calochortaceae									
Calochortus luteus Nutt.	Т	Л				П		М	0
Liliaceae									
Erythronium dens-canis L.	Т	Л				П	М	М	
E. tuolumnense Applegate	Т	Л				П	9	7	0
Fritillaria ruthenica Wikstr.	Г	ИЛ	1/4	1/20	0	П	М	М	0
Gagea lutea (L.) Ker-Gawl.	Т	Л				П	М	М	0
Korolkowia sewerzowii (Regel) Regel	Г	ИЛ	1/4	0	0	П	М	М	0
Lilium canadense L.	Г	И	1/2	0	0	П	М	М	0
Petilium eduardii (Regel) Vved.	Г	И	1/5	1/20	0	П?	М	М	0
Rhinopetalum bucharicum (Regel) Losinsk.	Г	И	1/3	1/10	0	П	5	5	0
Tulipa tarda Stapf	Т	Л				П	М	М	0
Arecaceae									
Archontophenix cunninghamii H. Wendl. et Drude	Э	И	1/2	1/5	0	П	М	5—7	0
Ptichosperma elegans Blume			1/2					М	
Trachicarpus fortunei (Hook.) H. Wendl.		ИЛ	1/4	1/4			7	7	0
Phormiaceae									
Dianella nemorosa Lam.	Э	ИЛ	0	1/10	0	Н	5	3	0
Eustrephus latifolius R. Br.	Э?	ИЛ	0	1/20	0	Н	7	3—5	0
Phormium tenax Forst.	ЭА	И		1/20	0	П	М	М	1/10
Simethis planifolia (L.) Gren.	ЭА	И	1/2	1/6	1/6	П	7	5	0
Hemerocallidaceae									
Hemerocallis lilio-asphodelus L.	Э	ИЛ	1/3	1/15	0	П	М	М	1/5
H. esculenta Koidz.	Э	ИЛ	1/3	1/8	0	П	М	М	1/8
H. middendorffii Trautv. et Mey.	Э	ИЛ	1/4	1/8	0	П	М	М	1/8
Iridaceae									
Crocus flavus Weston		Э		1/10	0	Н	М	М	
Dietes bicolor Sweet	Г	Э	1/4	1/5	0	Н	3—5	3—5	0 *
D. longifolia L.	Г	Э	1/4	1/5	0	Н	3—5	3—5	0 *
Freesia refracta (Jacq.) Ecklon	Г	ЭЛ	1/4	1/4	0	Н	М	М	3/4 *
Laperousia sp.	Г	Э	1/3	1/3	0	Н	М	М	2/3 *
Libertia sp.	ГА	Э	1/2	1/2	1/5	П			
Tigridia sp.		ЭЛ	0	0	0	Н			
Sisyrinchium californicum (Ker-Gawl.) Ait. fil.	Г	Э	1/3	1/3	0	П?	9	5	1/10*

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Исследованные виды	Тип тычинок	Раскрывание пыльников	Место прикрепления пыльника к нити снизу	Недоразвитие связника		Подвижность пыльников	Число жилок в листочках околоцветника		Сокращенность листочков околоцветника
				снизу	сверху		внешний круг	внутренний круг	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Amaryllidaceae									
Clivia miniata Regel	Э	И	1/3	1/10	0	П	М	М	1/5*
Galanthus nivalis L.	Э	ИЛ	0	0	0	Н	М	М	0 *
Hippeastrum sp.	Э	И	2/5	0	0	П	М	М	0 *
Leucojum hiemale DC.	Э	И	0	0	0	Н	М	М	0 *
L. vernum L.	Э	И		1/10	0	Н	М	М	0 *
Narcissus angustifolius Curt.	Э	И	2/5	1/20	0	П	М	М	2/3 *
Zephyranthes rosea Lindl.	Э	И	1/3	0	0	П	М	М	1/2 *
Scillaceae									
Albuca bainesii Baker	Э	И	1/2	1/10	0	П	11	7—9	0
Bellevalia sarmatica (Georgi) Woronow	Э	И	1/2	1/3	1/3	П	1	1	
Chionodoxa luciliae Boiss.	Э	И	3/4	1/4	1/4	П?	1	1	1/4
Dipcadi serotinum (L.) Medik.	Э	И	1/2	1/3	0	П	5—7	5	4/5
Drimiopsis kirkii Baker	Э	И	1/2	1/3	1/4	П	1	1	
Endimion patulum Dumort.	Э	И	1/2	1/3	1/3	П	1	1	0
Eucomis autumnalis (Mill.) Chittenden.	Э	И	1/2	1/3	1/10	П	1	1	0
E. undulata Ait.	Э	И	1/3	1/3	1/5	П	1	1	0
Galtonia candicans Decne	Э	И	1/2	1/4	0	П	5	5	1/2
Lachenalia glaucina Jacq.	Э	И	1/2	1/5	0	П	1	1	1/5
Ledebouria socialis (Baker) Jess.	Э	И	1/2	1/3	0	П	1	1	0
Muscari armeniacum Baker	ЭА	И	1/2	1/3	1/10	П	1	1	5/6
Ornithogalum boucheanum (Kunth) Aschers.	Э	И	1/2	1/5	1/10	П	3		0
Scilla autumnalis L.	Э	И	1/2	1/3	1/3	П	1	1	0
S. pratensis Waldst. et Kit.		И	1/2						0
S. peruviana L.	Э	И	1/2	1/10	0	П			0
S. caucasica Miscz.	Э	И	1/2	1/3	1/3	П	1	1	0
Veltheimia capensis DC.	Э?	И	1/2	1/2	1/10	П	1	1	3/4
V. viridiflora Jacq.	Э	И	1/5	1/5	1/10	П	1	1	
Asphodelaceae									
Aloë barbadensis Mill.	Э	И	1/2	1/4	1/20	П	3	3	1/2
A. macroclada Baker	Э	И	1/2	1/20	0	П	9	7	3/4
A. saponaria (Ait.) Haw.	Э	И	1/2	0	0		9	9	3/4
A. vera L.	Э	И		0	0		3 (7)	3	0
Artropodium paniculatum R. Br.	ЭА	И		0	0	Н	3	3	0
Asphodeline lutea (L.) Reichenb.	ЭА	И	1/4	1/5	0	П	1	1	0
Asphodelus fistulosus L.	ЭА	И	1/2	1/3	0	П	1	1	0
A. microcarpus Viv.	ЭА	И	1/3	1/3	0	П	1	1	0
Bowiea volubilis Harv.	ЭА	И	1/2	1/4	1/6	П	1	1	0
Bulbine annua Willd.	ЭА	И	1/2	1/3	1/3	П	1	1	0
B. aloides Willd.	ЭА	И	1/2	1/10	0	П	1	1	0
Dichopogon imbricatus	Э	И	0	0	0	Н	3	3	0
Eremurus fuscus (O. Fedtsch.) Vved.	ЭА	И	1/4	1/4	0	П	1 (3)	1 (3)	0
Gasteria decipiens Haw.	ЭА	И	1/5		0	П	5	3	2/3
Kniphofia aloides Moench	ЭА	И	1/2	1/5	0	П	1	1	4/5
Paradisea liliastrum Bert.	ЭА	П	1/3	1/4	1/10	П	3	3	0
Asphodelus albus Mill.	ЭА	И	1/3	1/4	1/5	П?	1	1	1/10
Anthericum lilago L.	ЭА	И	1/5	1/10	1/20	П	3	3	0
Alliaceae									
Agapanthus africanus (L.) Hoffm.	Э	И	1/2	1/4	1/10	П	2	2	1/3
Allium paczoskianum Tuzs.	Э	И		1/10	0	П	1	1	0
A. paradoxum (Bieb.) G. Don fil.			1/2	1/3	0	П	1	1	0
A. schubertii Zucc.	Э	И	1/2	0	0	П	1	1	0
A. semenowii Regel	Э	И	2/5	1/4	1/10	П	1	1	0
Dichelostemma californica Wood	Э	И	1/3	1/4	1/4	Н	1	1	1/2
D. ida-maia Greene	Э	И	1/3	1/4	1/4	Н	1	1	3/5
Nectaroscordum fragrans (Vent.) Kunth	Э	И	1/3	1/10	0	П	1.	1	0
Triteleia bridgesii (S. Wats.) Greene	Э	И	1/3			П	1	1	3/4
Tulbaghia violacea Harv.	Э	ИЛ	1/2	1/5	1/10	П	1	1	1/2

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Исследованные виды	Тип тычинок	Раскрывание пыльников	Место прикрепления пыльника к нити снизу	Недоразвитие связника		Подвижность пыльников	Число жилок в листочках околоцветника		Сокращенность листочков околоцветника
				снизу	сверху		внешний круг	внутренний круг	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Agavaceae									
Agave attenuata Salm-Dyck.	Э	И	$^{1}/_{2}$	0	0	П	9	5	0 *
Beschorneria yuccoides Kunth	Э	ИЛ	$^{1}/_{3}$	$^{1}/_{10}$	0	П	М	М	$^{2}/_{5}$ *
Hosta caerulea (Andr.) Tratt.	Э	И	$^{1}/_{2}$	0	0	П	5	5	$^{2}/_{3}$
Yucca gloriosa L.							7	7	0
Ixioliriaceae?									
Camassia cusickii S. Wats.	Э	И	$^{1}/_{2}$	$^{1}/_{4}$	$^{1}/_{5}$	П	9	9	0
C. quamash (Pursh) Greene	Э	И	$^{1}/_{2}$	$^{1}/_{4}$	0	П	9	9	0
Ixiolirion ledebourii Fisch. et Mey.	ЭА	ИЛ	0	0	0	Н	3	3	0 *
Dracaenaceae									
Dracaena fruticosa C. Koch	Э	И	$^{1}/_{2}$	$^{1}/_{2}$	0	П	1	1	$^{1}/_{2}$
Dracaena sp.	Э	И	$^{1}/_{2}$	$^{1}/_{2}$	$^{1}/_{5}$	П	1	1	$^{1}/_{2}$
Cordyline terminalis Kunth	Э	И	$^{2}/_{5}$	$^{2}/_{5}$	$^{1}/_{20}$	П	3	3	$^{1}/_{3}$
Sansevieria trifasciata Prain	Э	И	$^{1}/_{2}$	$^{1}/_{2}$	$^{1}/_{5}$	П	1	1	$^{1}/_{5}$
Polygonataceae									
Maianthemum bifolium (L.) F. W. Schmidt	Э	И	$^{1}/_{2}$	$^{1}/_{2}$	$^{1}/_{5}$	П?	1	1	0
Polygonatum polyanthemum (Bieb.) A. Dietr.	Э	И	$^{1}/_{3}$	$^{1}/_{3}$	0	Н	1	1	$^{9}/_{10}$
P. multiflorum (L.) All.	Э	И	$^{1}/_{4}$	$^{1}/_{4}$	0	П?	1	1	$^{8}/_{10}$
Smilacina racemosa Desf.	Э	И	$^{1}/_{2}$	$^{1}/_{2}$	0	П?	1	1	0
Convallariaceae									
Convallaria majalis L.	Э	И	$^{1}/_{10}$	$^{1}/_{10}$	0	Н			$^{4}/_{5}$
Asparagaceae									
Asparagus officinalis L.	Э	И	$^{1}/_{3}$	$^{1}/_{3}$	0	П?	1	1	

Примечание. Тип тычинок: Г — гипопельтатные либо пыльцевые мешки расположены абаксиально; Э — эпипельтатные либо пыльцевые мешки расположены адаксиально; ГА — гипоасфоделоидные; ЭА — эпиасфоделоидные; Т — Tulipa-тип. Раскрывание пыльников: Э — экстрорзное, Л — лартрорзное, И — интрорзное, ИЛ — интрорзно-латрорзное, ЭЛ — экстрорзно-латрорзное. Подвижность пыльников: П — подвижные, Н — неподвижные. Число жилок в листочках околоцветника: М — много, больше 9. В графе 4 указывается место прикрепления нити тычинки к пыльнику. 0 — нить прикреплена в основании пыльника, $^{1}/_{3}$ — на расстоянии $^{1}/_{3}$ от нижнего конца пыльника, и т. п. В графах 5 и 6 указывается наличие свободных, не соединенных связником участков пыльцевых мешков с нижнего и с верхнего концов пыльника соответственно. Звездочкой отмечено срастание листочков околоцветника над нижней завязью.

примитивных членов этой филы присутствуют некоторые признаки обеих линий развития.

В заключение благодарю О. П. Камелину и И. И. Шамрова за некоторые консультации по эмбриологическим вопросам и М. В. Баранову за возможность использовать для наблюдений ее замечательную живую коллекцию лилейных.

ЛИТЕРАТУРА

Баранова М. В. Семейство *Alstroemeriaceae*. — В кн.: Жизнь растений, т. 6. М.: Просвещение, 1982, с. 91—93. — *Имс А.* Морфология цветковых растений. М.: Мир, 1964. 498 с. — *Камелина О. П.* Сравнительно-эмбриологическое исследование представителей сем. *Morinaceae* и сем. *Dipsacaceae*: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1977. — *Камелина О. П.* Тапетум. — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Winteraceae* — *Juglandaceae*. Л.: Наука, 1981, с. 20—21. — *Кордюм Е. Л.* Эволюционная цитоэмбриология покрытосеменных растений. Киев.: Наук. думка, 1978. 219 с. — *Магешвари П.* Эмбриология покрытосеменных. М.: Иностр. лит., 1954. 440 с. — *Мордак Е. В.* Семейство *Liliaceae*. — В кн.: Жизнь растений, т. 6. М.: Просвещение, 1982, с. 72—90. — *Поддубная-Ар-*

нольди В. А. Общая эмбриология покрытосеменных. М.: Наука, 1964. 482 с. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам. М.: Наука, 1982. 351 с. — *Савич Е. И.* К эмбриологии семейства *Alismataceae.* — В кн.: Морфология растений. М.: Наука, 1967, с. 45—61. — *Савич Е. И.* Эмбриологическое исследование *Helobiae.* Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М., 1969. — *Тахтаджян А. Л.* Система и филогения цветковых растений. Л.: Наука, 1966. 611 с. — *Тахтаджян А. Л.* Семейство *Melanthiaceae.* В кн.: Жизнь растений, т. 6. М.: Просвещение, 1982, с. 50—69. — *Чупов В. С.* Положение *Liliaceae* s. str. (подсемейство *Lilioideae* семейства *Liliaceae* s. l.) в системе. Серологическое исследование. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 6, с. 762—771. — *Чупов В. С., Кутявина Н. Г.* Сравнительное иммуноэлектрофоретическое исследование белков семян лилейных. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 4, с. 473—493. — *Чупов В. С., Кутявина Н. Г.* Филогения некоторых групп лилейных по данным серологического анализа. — В кн.: Систематика и эволюция высших растений. Л.: Наука, 1980, с. 101—110. — *Asplund J.* Embryological studies in the genus *Typha.* — Svensk Bot. Tidskr., 1972, vol. 66, N 1, p. 1—17. — *Asplund J.* Embryological studies in the genus *Sparganium.* — Svensk Bot. Tidskr., 1973, vol. 67, N 2, p. 177—200. — *Brown W. H.* The bearing of the nectaries on the phylogeny of flowering plants. — Proc. Amer. Phil. Soc., 1938, vol. 79, N 4, p. 549—595. — *Buxbaum F.* Die Entwicklungslinien der *Lilioideae.* — Bot. Arch., 1937, Bd 38, S. 305—398. — *Carniel K.* Das Anterentapetum. — Österr. Bot. Zeitschr., 1963, Bd 110, Hf 2/3, S. 145—176. — *Cave M. S.* Sporogenesis and the female gametophyte of *Phormium tenax.* — Phytomorphology, 1955, vol. 5, N 10, p. 247—253. — *Cheadle V. I., Kosakai H.* Vessels in *Liliaceae.* — Phytomorphology, 1971, vol. 21, N 4, p. 320—333. — *Claussen P.* Ueber das verhalten des Anterentapetum bei einigen monocotylen und *Ranales.* — Bot. Arch., 1927, Bd 18, N 1, S. 1—27. — *Cronquist A.* An intergrated system of classification for flowering plants. N. Y.: Columbia Univ. Press, 1980. 1262 p. — *Dahlgren R. M. T.* A revised system of classification of the angiosperms. — Bot. J. Linn. Soc., 1980, vol. 80, N 2, p. 91—124. — *Daumann E.* Das Blutennektarium der Monocotiledonen. — Fedd. Rep., 1970, vol. 80, N 7, p. 463—590. — *Erdtman G.* Pollen morphology and plant taxonomy. Angiospermae. N. Y.; London: Hafner Publ. Company, 1966. 464 p. — *Hutchinson J.* The families of flowering plants. 3 ed., Oxford.: Clarendon Press, 1973. 968 p. — *Lakschman K. K. Scheuchzeriaceae.* — Bul. Ind. Nat. Sci. Acad., 1970a, vol. 41, p. 342. — *Lakschman K. Najadaceae.* — Bul. Ind. Nat. Sci. Acad., 1970b, vol. 41, p. 354—357. — *Read R. N., Hickey L. C.* A revised classification of fossil palm. — Taxon, 1972, vol. 21, N 2, p. 129—137. — *Schnarf K.* Der Umfang der *Lilioideae* im natürlichen System. — Österr. Bot. Zeitschr., 1948, Bd 95, N 2, S. 257—269. — *Schniewind-Thies J.* Beiträge zur Kentniss der Septalnectarien. 1897. 148 s. — *Schulze W.* Beiträge zur Taxonomie der Lilienfloren. IV. Der Umfang der *Liliaceae.* — Wiss. Z.-F. — Schiller Univ. Jena. Math.-Naturwiss. R., 1980, Bd 29, N 4, S. 607—636. — *Schwanitz G.* Untersuchungen zur postmeiotischen mikrosporogenese. Morphogenese des Ruppia. — Pollen et Spores, 1967, vol. 9, N 1, S. 9—48. — *Stebbins G. L.* Flowering plants. Evolution above the species level. Cambridge: Smitsonian Inst., 1974. 399 p. — *Swamy B. C., Lakschman K. K.* Contributions to the embryology of the *Najadaceae.* — J. Ind. Bot. Soc., 1962, vol. 41, N 2, p. 247—267. — *Takhtajan A. L.* Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). — Bot. Rev., 1980, vol. 46, p. 226—360. — *Thorne R. F.* A phylogenetic classification of the Angiospermae. — Evol. Biol., 1976, vol. 9, N 1, p. 35—106. — *Venkatesch C. S.* Anther and pollen grains of *Zannichelia palustris* L. — Curr. Sci., 1952, vol. 21, N 8, p. 225—226. — *Wagner P.* Vessel types of the monocotyledons: a survey. — Bot. Not., 1977, Bd 130, N 4, p. 383—402.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 21 VII 1983.

SUMMARY

The distribution of some morphological, anatomical and embryological characters has been considered against the background of the previously proposed fragment of phylogenetic scheme of monocotyledons (based on serotaxonomic study by Chupov, 1984). It has been shown that the characters studied are well correlated with the proposed scheme which gives a rather complete representation of the group evolution. Embryological data prove the homogeneity of the Liliidae — Arecidae phyla and independency of Alismatidae and Commelinidae. Primitive vascular structure does not at all contradict the closeness of the Liliaceae s. str. to the primitive members of Liliidae. The presence of perigonial nectary, hypopeltate stamena, the leaves of the perianth with big and uncertain number of veins is indicative of the fact that this family together with its ancestors *Calochortaceae*, *Uvulariaceae*, *Colchicaceae* represents an independent evolutionary trend originating from the ancestors related to *Melanthiaceae.* This group, which has probably arisen from the same ancestors is opposed by the *Arecales — Phormiales — Asparagales* phyla of the same origin. An evolutionary trend of the latter runs to the development of septal nectaries, epipeltate anthers, anthocyan colouring and secondary reduction of the flower size, the flowers gathered into multiflowered inflorescences, to the reduction in the number of veins in the leaves of perianth of both rings up to one leaf vein, leaf reduction of the floriferous shoots. More primitive members of the phyla have some characters of both trends of the development.

УДК 581.524.4 (477.75)

В. В. Корженевский, Т. А. Волкова, А. А. Клюкин

О СИНТАКСОНОМИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПЛЯЖЕЙ И ФОРМИРУЮЩИХСЯ ДЮН АЗОВСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ КЕРЧЕНСКОГО ПОЛУОСТРОВА

V. V. KORZHENEVSKY, T. A. VOLKOVA, A. A. KLUKIN.

SYNTAXONOMY OF BEACHES AND FORMING DUNES VEGETATION ON THE AZOV SEA COAST OF THE KERCHENSKY PENINSULA

Проведена классификация по методу Браун-Бланке растительности пляжей и формирующихся дюн азовского побережья Керченского п-ова и Арабатской стрелки. Для пляжей установлена новая субассоциация Cakilo euxinae—Salsoletum polygonetosum avicularis, включающая 5 вариантов. Растительность формирующихся дюн представлена новой ассоциацией Elymo—Astrodaucetum littoralis, относящейся к союзу Elymion gigantei, порядку Elymetalia gigantei, классу Ammophiletea.

Пляжи азовского побережья Керченского п-ова и Арабатской стрелки вытянулись на 150 км и имеют ширину от 5 до 40 м. Широкие пляжи состоят из серии штормовых валов и примыкают к отмершим и активным клифам, срезающим поверхность сарматского мшанкового рифа, стабильных оползней, древних делювиальных шлейфов, морских террас и старых дюн. Они налегают на пологие склоны баров, перейм и пересыпей, достигая высоты 1.5 м над ур. м. Детритусовый песок пляжей перемещается сильными северо-восточными ветрами в сторону суши и откладывается у их тыльной части в виде пологих дюнных гряд, частично закрепленных растительностью. Полоса побережья, охватывающая пляжи и дюны, является ценным, не использованным до настоящего времени резервом рекреации.

H. Doing (1981) предложил для элементов дюнного ландшафта универсальную серию, которая проявляется почти везде, где имеются пляжи и дюны. На поперечных профилях и трансектах азовского побережья Крыма и Арабатской стрелки, так же как и в классификации Doing, выделяются следующие элементы: пляжи, формирующиеся дюны, старые (главные) дюны.

Пляжи — наиболее динамичный элемент рельефа и одновременно зона дефляции (развевания песка), поэтому только в тыльной части широких пляжей встречаются маловидовые сообщества галофильных однолетников, или, по шкале толерантности к засолению Н. И. Акжигитовой (1981), гипергалофитов, т. е. растений избыточно засоленных субстратов.

Формирующиеся дюны (авандюны) при сильных штормах частично или полностью размываются. Их возраст не превышает 10 лет. На них растут вегетативно-подвижные солеустойчивые многолетники, выдерживающие изменение поверхности субстрата; преобладают гемипсаммогалофиты, приуроченные к хорошо аэрированным бедным песчаным грунтам.

Старые дюны покрыты преимущественно одновидовыми сообществами того же состава, что и на формирующихся дюнах, но с бо́льшими плотностью и покрытием растений. Число таких дюн достигает 3—4, их возраст — от нескольких десятилетий до тысячелетий. Самые старые дюны прислонены к отмершим клифам и удалены от пляжа на 30—400 м, их вершины имеют абсолютную высоту 2.5—20.0 м.

В настоящем сообщении рассматривается растительность пляжа и формирующихся береговых дюн, которая изучалась по методу Браун-Бланке (Braun-

ТАБЛИЦА 1

Субассоциации и варианты ассоциации
Cakilo euxinae—Salsoletum Vicherek 71

Вид	subass. typicum, typicum var. Vicherek 71	subass. typicum var. Xanthium italicum Vicherek 71	subass. crambetosum ponticae Vicherek 71	subass. nova polygonetosum avicularis
Характерные виды ассоциации				
Salsola australis[1]	V	V	V	IV
Дифференциальные виды				
Xanthium italicum		V		I
Crambe pontica		V	V	IV
Eryngium maritimum	V	V		III
Polygonum aviculare				III
Характерные и дифференциальные виды союза, порядка, класса				
Cakile euxina	V	V	V	V
Euphorbia peplis	V	III	IV	II
Atriplex calotheca	IV	IV	II	II
Polygonum maritimum	IV	IV	III	II
Glaucium flavum	II			
Euphorbia paralias	II			
Другие виды				
Lactuca tatarica	I			II
Astrodaucus littoralis				I

---

[1] Названия растений приведены по С. К. Черепанову, 1981.

Blanquet, 1964); впервые осуществлена попытка дать единую синтаксономию этого типа растительности.

Растительность побережья Средиземноморья, к которой наиболее близки фитоценозы изученного района, многократно освещалась в фитоценологической литературе (Popescu, Sanda, 1975, 1977; Genu J.-M., Genu F., 1979; Moore, 1982, и др.). Гипергалофитные сообщества пляжей относятся к классу Cakiletea maritimae Tüxen et Preising 50, порядку Euphorbietalia peplis Tüxen 50, союзу Euphorbion peplis Tüxen 50, ассоциации Cakilo euxinae—Salsoletum Vicherek 71. Аналога субассоциации установить не удалось, поэтому приводим ее диагноз в сравнении с известными синтаксонами того же ранга (табл. 1).

В структуре субассоциации Cakilo euxinae—Salsoletum polygonetosum avicularis, установленной впервые, выделяется ряд вариантов (табл. 2; пятибалльная шкала обилия, 1 — 0—5, 2 — 6—15, 3 — 16—25, 4 — 26—50, 5 — больше 50%), связанных с теми элементами рельефа, к которым примыкает пляж. Так, на поверхностях детритусово-ракушечных морских отложений, примкнувших к старым оползням, появляются *Phragmites australis* и *Cynodon dactylon*. Вариант Argusia sibirica характерен для пляжей, примкнувших к отмершему клифу, сложенному мшанковыми известняками верхнего сармата, или прислоненных к обвалам у подножья активного клифа. Когда пляж примыкает к клифам, срезающим делювиальные шлейфы, появляется ряд однолетних злаков, как, например, *Aegilops ovata*, *Anisantha tectorum*. На пляжах, прислоненных к низким клифам, срезающим поверхности старых дюн, отмечаются вегетативно-подвижные псаммофиты *Leymus racemosus*, *Carex colchica*. Тыльная часть пляжей, примыкающих к пересыпям и переймам, засолена больше по сравнению с другими вариантами. На них произрастают виды, типичные для ассоциации Aeluropetum littoralis (Bilik 56) Krausch 65. Таким образом, в структуре установленной нами субассоциации Cakilo euxinae—Salsoletum polygonetosum avicu-

ТАБЛИЦА 2
Варианты субассоциации Cakilo euxinae—Salsoletum polygonetosum avicularis

Вид	Варианты											
	Phragmites australis		Argusia sibirica			Anisantha tectorum			Leymus racemosus		Aeluropus littoralis	
	высота над уровнем моря, м (от—до)											
	0.5—0.8	0.5—1.0	0.8—0.9	0.5—1.0	0.5—1.2	0.5—1.0	0.3—1.0	0.6—0.8	0.3—0.6	0.5—0.8	0.5—0.6	0.5—0.7
	экспозиция											
	В	СВ	СВ	СВ	В	ЮВ	В	В	ЮЗ	СЗ	СВ	СВ
	смежные элементы рельефа, срезанные отмершим клифом											
	стабильный оползень		поверхность мшанкового рифа			делювиальный шлейф			старая дюна		перейма	
	№ описания											
	2076	2081	2001	2027	2074	2054	1979	1575	1590	1876	1997	1998
	№ варианта											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Характерные и дифференциальные виды ассоциации												
Salsola australis	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1
Crambe pontica	—	1	1	1	2	—	1	2	4	1	1	1
Eryngium maritimum	1	1	—	1	1	1	—	—	1	1	—	1
Polygonum aviculare	1	1	1	—	1	1	1	—	1	—	1	1
Характерные и дифференциальные виды союза, порядка, класса												
Cakile euxina	1	2	1	1	1	2	1	1	2	1	1	1
Euphorbia peplis	—	1	—	—	1	—	1	—	—	1	1	—
Atriplex calotheca	1	—	1	1	1	—	—	1	—	—	—	—
Polygonum maritimum	—	—	—	1	—	1	1	—	1	1	—	—
Дифференциальные виды вариантов												
Phragmites australis	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Cynodon dactylon	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Argusia sibirica	—	—	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—
Limonium gmelinii	—	—	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—
Aegilops ovata	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—
A. cylindrica	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—
Anisantha tectorum	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—
Leymus racemosus	—	—	—	—	—	—	—	1	1	1	—	—
Carex colchica	—	—	—	—	—	—	—	1	1	1	—	—
Astrodaucus littoralis	—	—	—	—	—	—	—	1	1	1	—	—
Aeluropus littoralis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1
Elytrigia juncea	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	1
Lactuca tatarica	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2
Другие виды												
Cerastium holosteoides	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Thlaspi perfoliatum	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
Centaurea adpressa	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
Secale sylvestris	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—
Melilotus tauricus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—
Xanthium italicum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—
Verbascum pinnatifidum	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
Clypeola jonthlaspi	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 3

Синтаксоны союза *Elymion gigantei*

Вид	Ассоциации			
	Ammophilo—Elymetum gigantei			Elymo—Astrodaucetum littoralis
	субассоциации			
	subass. typicum	cakiletosum euxinae	festucetosum vaginatae	typicum
Характерные и дифференциальные виды ассоциации				
Ammophila arenaria subsp. *arundinacea*	V	V	V	
Euphorbia paralias	V	V	V	
Silene thymifolia	V	V	V	
Centaurea odessana	IV	II	V	II
Stachys maritima	IV	II	IV	
Medicago marina	III	III	III	I
Astrodaucus littoralis				V
Polygonum aviculare				IV
Cakile euxina		V		V
Дифференциальные виды субассоциаций				
Salsola australis		V		IV
Festuca pallens			V	
Carex colchica			V	II
Linum tauricum			V	
Scabiosa argentea			V	
Verbascum pinnatifidum				II
Festuca beckeri				II
Характерные и дифференциальные виды союза, порядка, класса				
Elytrigia bessarabica	V	V	V	II
Eryngium maritimum	V	V	V	III
Leymus racemosus	V	V	V	V
Lactuca tatarica	IV	IV	IV	IV
Crambe pontica	II	I	V	V
Cynanchum acutum	IV	I	V	I
Другие виды				
Elytrigia elongata	III	II	III	
Ephedra distachya	I			I
Teucrium polium	II		III	I
Chondrilla juncea			III	I
Tribulus terrestris			II	I
Secale sylvestris				I
Senecio vernalis				I

laris выделены 5 вариантов, которые связаны с ландшафтами тех генетических образований, к которым примыкают пляжи. На узких пляжах (до 10—15 м), прислоненных к активным клифам и находящихся в экстремальных динамических условиях, растительность отсутствует. Она есть только на крупных обвалившихся глыбах (высотой 3—5 м), где имеет микропоясную структуру. Основание клифа испытывает механическое воздействие прибоя, и поэтому там растения выживать не могут. Выше, в зоне механического воздействия прибоя, наиболее сильных штормов и частого увлажнения поверхности уступа брызгами, в трещинах и на полках поселяются растения, относящиеся к классу

ТАБЛИЦА 4

Ассоциация Elymo—Astrodaucetum littoralis

Вид	№ описания									
	1575	2037	1872	1873	1596	1597	1599	1946	1947	2072
	высота над уровнем моря, м (от—до)									
	0.5—1.0	1.5—2.0	1.2—1.7	1.0—1.4	1.0—1.6	1.0—1.5	1.0—1.4	0.8—1.2	1.1—1.7	0.9—1.5
	экспозиция									
	В	СЗ	СВ	СВ	В	В	В	В	В	С
	покрытие, %									
	40	15	15	10	30	30	40	10	15	20
Характерные и дифференциальные виды ассоциации										
Astrodaucus littoralis	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Cakile euxina	1	2	1	1	1	1	1	2	2	2
Polygonum aviculare	1	1	1	1	1	1	1	—	—	1
Характерные и дифференциальные виды союза, порядка, класса										
Eryngium maritimum	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Leymus racemosus	3	2	1	1	4	4	4	1	1	1
Crambe pontica	2	1	1	1	1	1	—	1	1	2
Lactuca tatarica	1	1	1	1	1	—	1	—	—	1
Другие виды										
Centaurea odessana	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—
Salsola australis	1	1	—	—	—	—	1	—	—	1
Euphorbia peplis	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—
Festuca beckeri	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
Xanthium italicum	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
Aeluropus littoralis	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—
Senecio vernalis	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
Verbascum pinnatifidum	—	—	1	1	—	—	—	1	1	—
Holosteum umbellatum	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
Echium vulgare	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—
Cynodon dactylon	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—
Clypeola jonthlaspi	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—

Crithmo—Limonietea Br.-Bl. 47. В верхней части клифа в результате импульверизации создаются условия для полупустынной растительности с доминированием *Kochia prostrata*.

Формирующиеся дюны (высотой 2.0—2.5 м) расположены в тыльной части широких пляжей. В зоне перехода между этими элементами рельефа около растений образуются невысокие (до 0.5 м) холмики-косы, за ними формируется пологая дюна. Сообщества гемипсаммофитов авандюн относятся к классу Ammophiletea Br.-Bl. et Tüxen 43, порядку Elymetalia gigantei Vicherek 71 и союзу Elymion gigantei Morariu 57. По имеющимся литературным данным установить аналог ассоциации не представилось возможным. В связи с этим приводится диагноз новой ассоциации Elymo—Astrodaucetum littoralis (табл. 3) в сравнении с синтаксоном Ammophilo—Elymetum gigantei Vicherek 71, заимствованным из работы J. Horvat с соавторами (1974).

Авандюны, или приморский береговой вал (Дзенс-Литовская, 1954), представляют собой довольно динамичный тип рельефа, подвергающийся резким воздействиям абиотических факторов. В условиях значительных суточных температурных колебаний, подвижности субстрата под действием эоловых процессов, периодического засоления и размыва при сильных штормах у растений выработался целый ряд приспособлений. Сильно разветвленная корневая система экстенсивного типа, образование придаточных корней при погребении надземных частей растений, формирование на корнях защитных футляров из пробковой ткани или песчинок, сцементированных корневыми выделениями, позволяют существовать растениям в экстремальных условиях формирующихся дюн. Благодаря сравнительно крупному гранулометрическому составу детритусово-ракушечниковых отложений, представленных главным образом крупными и средними песчаными частицами, которые закреплены растительностью, здесь идут начальные стадии почвообразования.

Таким образом, растительность ассоциации Elymo—Astrodaucetum littoralis представляет живую альтернативу традиционным способам защиты берегов, основанных на инертных материалах, распределенных по поверхности субстрата. Ввиду того, что ассоциация описывается впервые, согласно требованиям международного кода фитоценотических номенклатур, приводим выборку описаний, представляющую оригинальный диагноз (табл. 4).

ЛИТЕРАТУРА

Акжигитова Н. И. Экологическая классификация галофитов. — ДАН УзССР, 1981, № 10, с. 58—60. — *Дзенс-Литовская Н. Н.* Растительность песчаных кос и островов Азово-Черноморского побережья. — В кн.: Очерки по растительному покрову СССР. Л.: Изд-во ЛГУ, 1954, № 1, с. 323—355. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Braun-Blanquet J.* Pflanzensociologie. Grundzüge der Vegetationskunde, 3. Aufl. Wien; N. Y., 1964. 865 S. — *Doing H.* A comparative scheme of dry coastal sand dune habitats with examples from the southern United States and some other temperate regions. — Veröff. Geobot. Inst. Rübel Zürich, 1981, N 77, S. 41—72. — *Genu J. M.*, *Genu F. J.* Sur les vegetations Nord-Atlantiques et Baltiques á *Crambe maritima*. 1979. T. 6, p. 209—229. — *Horvat J.*, *Glavač V.*, *Ellenberg H.* Vegetation Südosteuropas. Jena, 1974. 767 S. — *Moore P. D.* Stroggles among the dunes. — Nature, 1982, vol. 296, N 5860, p. 805—806. — *Morariu J.* Contribution á l'etude de la vegetation du littoral de la Mer Noire. — Bull. St. Acad. R. P. R., Sect. biol. (ser. bot.), 1957, T. 9, N 4, p. 361—390. — *Popescu A.*, *Sanda V.* Études sur la vegetation du littoral de la Mer Noire entre Mamaia et la cap Midia. — Rev. Roum. Biol., 1975, T. 20, N 1, p. 7—17. — *Popescu A.*, *Sanda V.* Contributii noi la cunoasterea vegetatier litoralului romänest al Marie Negre. — Stud. Sc. Cerc. Biol., Ser. biol. veg., 1977, T. 29, N 2, p. 25—31. — *Tüxen R.* Grundriss einer Systematic der nitrophilen Unkrautgesellschaften in der Eurosibirischen Region Europas. — Mitt. Flor-Sociol. Arbeitsgm., N. F., 1950, Bd 2, S. 94—117. — *Vicherek J.* Grundriss einer Systematik der Straundgesellschaften der Schwarzen Meers. — Folia Geobot. Phytotax. (Praha), 1971, N 6, S. 127—145.

Государственный Никитский ботанический сад,
Ялта.
Симферопольский государственный университет.

Получено 8 VIII 1983.

SUMMARY

The beaches and forming dunes vegetation has been studied and classified on the Azov Sea Coast of the Kerchensky Peninsula and on the Arabatskaya Strelka. Phytocoenoses of beaches have been included in the new subassociation Cakilo euxinae—Salsoletum polygonetosum avicularis, which belongs to the alliance Euphorbion peplis Tüxen 50, order Euphorbietalia peplis Tüxen 50, class Cakiletea maritimae Tüxen et Preisug 50. There are 5 variants in the subassociation. A new association Elymo—Astrodaucetum littoralis is established on the forming dunes. It belongs to the class Ammophiletea Br.—Bl. et Tüxen 43, order Elymetalia gigantei Vicherek 71 and alliance Elymion gigantei Morariu 57. All syntaxons are selected with J. Braun—Blanquet method and given in common nomenclature.

СООБЩЕНИЯ

УДК 005 : 582 : 261.1

В. А. Николаев

К ПОСТРОЕНИЮ СИСТЕМЫ ЦЕНТРИЧЕСКИХ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ (*BACILLARIOPHYTA*)

V. A. NIKOLAYEV. TO THE CONSTRUCTION OF THE SYSTEM OF DIATOMS (*BACILLARIOPHYTA*)

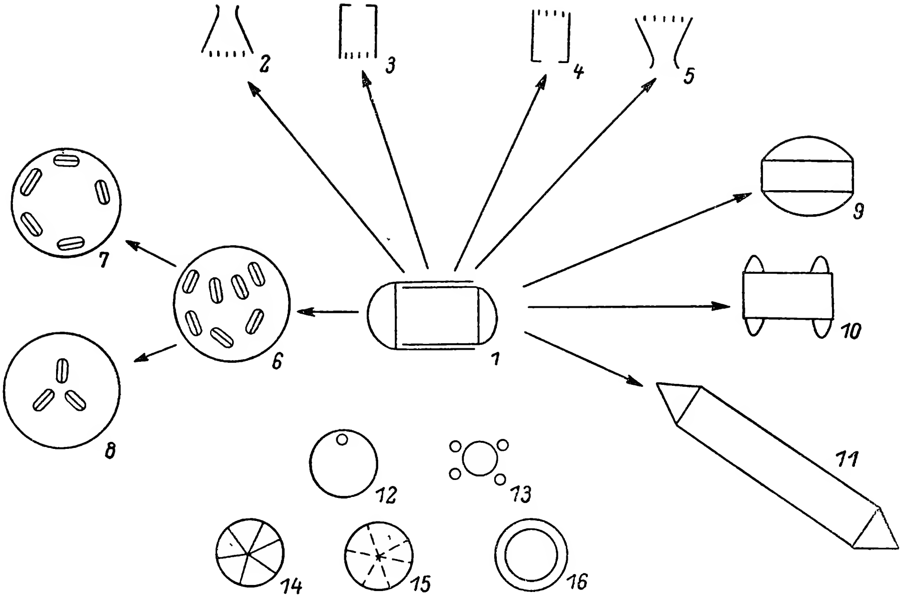
На основании изучения морфологии современных и древних диатомовых водорослей с помощью сканирующего электронного микроскопа рассматривается таксономическая значимость признаков и строится система центрических диатомовых водорослей, состоящая из 16 семейств, объединенных в 4 группы.

Информация о морфологии диатомовых водорослей, полученная с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ), постоянно увеличивается. Обработка этой информации трудна, так как отсутствует классификационная система, которая учитывала бы новейшие достижения в исследованиях морфологии панциря диатомовых водорослей. Новые системы (Simonsen, 1972, 1979; Ross, Sims, 1973; Глезер, 1981) не однозначны в выборе признаков для их построения. Основой классификационной системы R. Simonsen (1979) являются число и расположение лабиатных выростов, а строение ареол, контур и полярность панциря занимают подчиненное положение. Система центрических диатомовых водорослей З. И. Глезер «основана на изучении филогении диатомей на самых ранних из известных нам этапов их эволюции» (Глезер, 1981 : 108). Тонкое строение ареол и особенно их расположение на створке Глезер считает диагностическим признаком порядков у центрических диатомовых, однако в ее системе значение тонкого строения ареол не отражено. Число и объем порядков и семейств в системах этих авторов существенно различаются и не соответствуют морфологическим данным, полученным в последнее время.

R. Ross и P. Sims (1973) и А. И. Прошкина-Лавренко (1974) показали, что строение ареол может быть основным диагностическим признаком для таксономии диатомовых водорослей. Ареолы известны у всех диатомовых, однако их строение у различных видов мало изучено и значение для систематики не выяснено. В последнее время были описаны новые семейства диатомовых водорослей (Николаев, 1983, 1984; Hasle e. a., 1983), в которые вошли роды, ранее находившиеся в далеких друг от друга семействах. Новые морфологические данные и новые представления о возможных филогенетических связях между таксонами дают основания для пересмотра и дополнения системы Simonsen (1979).

Задачей настоящей работы являются выяснение таксономической значимости морфологических признаков и на ее основе разработка системы центрических диатомовых водорослей. Материалом для исследования послужили обширные коллекции современных антарктических диатомовых водорослей и коллекции древних, меловых, палеоценовых и эоценовых диатомей, предоставленных Н. И. Стрельниковой.

При разработке системы диатомовых водорослей определяющим является выбор признаков, которые по возможности отражали бы родственные взаимоотношения таксонов различного ранга. Для каждого таксона системы необходимо отобрать наиболее х а р а к т е р н ы е и общие признаки. Анализ таксономической значимости признаков диатомовых водорослей по литературным данным



Иерархия морфологических признаков панциря и створки.

1 — двухстворчатый кремнистый панцирь; *2—5* — строение ареол (*2* — пороидная ареола с внутренним велумом, *3* — локулярная ареола с внутренним велумом, *4* — локулярная ареола с наружным велумом, *5* — пороидная ареола с наружным велумом); *6—8* — расположение лабиатных выростов (*6* — неопределенное по всей створке, *7* — краевое кольцо, *8* — центральная группа); *9—11* — контур панциря (*9* — дискоидный, *10* — биддульфиоидный, *11* — соленоидный); *12—16* — специфические X-признаки (*12* — ложный узелок, *13* — вырост с опорами, *14* — радиальная волнистость створки, *15* — радиальные камеры створки, *16* — глазок).

дан в работе Глезер (1983). В свете данных по филогении диатомовых водорослей на ранних этапах их эволюции Глезер рассматривает некоторые признаки диатомей (формы панциря и створки, элементы приспособления к колониальному образу жизни, строение перфорации панциря и наличие трубковидных выростов) и их диагностическое значение.

Наши данные по морфологии диатомовых водорослей позволяют переоценить и дополнить некоторые представления о значении признаков в таксономии диатомовых водорослей.

Единственной реальной основой для построения системы диатомовых водорослей является морфология панциря и створки. Все многообразие морфологических структур панциря определяется потенциальной возможностью генетического кода, ответственного за его построение. В связи с тем, что панцирь диатомовых водорослей имеет жесткую структуру, его эволюция, как справедливо указывали F. Round и P. Sims (1981), ограничивается небольшими изменениями, ведущими к увеличению числа видов, также основанному на незначительных изменениях в строении створки. Теория быстрой эволюции диатомовых водорослей на ранней, пластичной стадии, предложенная F. Round и R. Crawford (Round, Sims, 1981), вероятно, справедлива. Основные эволюционные ряды диатомовых водорослей были сформированы на этой стадии.

Иерархию признаков и возможные пути их эволюции можно представить следующим образом (см. рисунок). Общим признаком, характеризующим диатомовые водоросли, является присутствие кремнистого панциря, состоящего из двух створок, который определяет эту группу водорослей как отдел («Диатомовые водоросли СССР», 1974) или как класс (Simonsen, 1979). Панцирь перфорирован ареолами, через которые происходит обмен клетки с окружающей средой. Ареолы возникли одновременно с формированием двухстворчатого панциря и имеются у всех диатомовых водорослей. Существуют два типа ареол — пороидная и локулярная, каждая имеет внутреннее или наружное положение велума. Ареолы с велумом и волой и альвеолы являются видоизмененными пороидными или локулярными ареолами, но не образуют самостоятельного типа. Генетическое кодирование положения велума ареол, вероятно, произошло на ранней пластичной стадии в результате дивергенции, поэтому этот признак можно считать наиболее консервативным и по нему диатомовые водоросли следует разделить на две эволюционные линии (Николаев, 1984). Строение пороидной и локулярной ареол более лабильное, чем положение велума, и здесь имеются иногда переходные формы. Тип ареол можно рассматривать как признак семейств и некоторых родов. Характер расположения ареол на створке является еще более динамичным признаком, поэтому его пригодность для характеристики крупных таксономических групп, кроме родов, сомнительна, так же как и форма локул у ареол. Строение велума ареол часто одинаковое у видов, относящихся к различным таксономическим группам. Например, ареолы с велумом и волой характеризуют сем. *Stictodiscaceae* Schütt (Николаев, 1984) и встречаются у *Epithemia turgida* (Ehr.) Kütz. (Sims, 1983), в то же время у одних и тех же видов одного рода, по нашим данным, строение велума может быть различное, поэтому строение велума можно учитывать только для характеристики видов и внутривидовых таксонов.

Форма панциря и створки часто повторяются в различных таксономических группах, поэтому ее таксономическое значение у некоторых авторов вызывает сомнение (Прошкина-Лавренко, 1974; Simonsen, 1979), хотя этот признак основной в системе F. Schütt (1896).

Simonsen (1979) признавал частично таксономическую значимость контура панциря и полярность на ранних этапах эволюции диатомей. Глезер (1983 : 995) считает, что «форма панциря и створки могут иметь важное значение для систематики, если они изучаются в совокупности с другими признаками и привлечением данных по истории развития таксонов». По-видимому, контур панциря и полярность вместе с данными по истории развития таксонов могут дать существенную информацию о крупных таксономических группах. Вероятно, 3 основных типа панциря — актиноморфный (дискоидный), полигональный (биддульфиоидный) и однополярный (соленоидный) — характеризуют крупные таксономические группы диатомовых водорослей на уровне порядков и отчасти семейств. Форма створки — признак конвергентный, повторяющийся у различных, филогенетически далеких друг от друга таксонов и может считаться признаком рода.

С формой кремнистой оболочки связан ряд морфологических структур, с помощью которых клетки образуют колонии. Это различные выросты, ложные глазки, глазки и другие. Наличие ложных глазков и глазков после уточнения их строения с помощью СЭМ некоторые авторы рассматривают как важный диагностический признак (Ross, Sims, 1973; Simonsen, 1979). На основании этого ряд таксонов в системе Simonsen (1979), например роды в сем. *Eupodiscaceae* (Kütz.) emend. Simonsen, объединены только по наличию глазка. Искусственность такого подхода отметил Simonsen (1979) и показала Глезер (1983). При исследовании современных и древних диатомей с помощью СЭМ установлено, что ложные глазки, глазки и аналогичные им структуры не ограничиваются биддульфиоидными диатомовыми, а встречаются более широко в других группах.

Все многообразие структур панциря, связанное с приспособлением к образованию колоний, можно свести к двум типам соединения клеток — механическому жесткому и слизистому гибкому. Первый тип соединения характерен для древних таксонов, например представителей родов *Hemiaulus* Ehr., *Trinacria* Heiberg и *Rhizosolenia* Brightw., где соединение клеток осуществляется путем сложно устроенных структур, обеспечивающих указанное выше жесткое соединение. Второй тип — слизистое соединение — образуется путем углеводных или иных фибрилл, которые соединяют клетки друг с другом через порелли ложных глазков, глазков или трубки выростов с опорами. Этот тип соединения отмечается у относительно молодых таксонов, например видов родов *Biddulphia* Gray, *Trigonium* Cleve, *Thalassiosira* Cleve, и представителей бесшовных пеннатных диатомовых водорослей. Оба типа соединения клеток встречаются уже в позднем мелу—раннем палеоцене (Глезер, 1983). У древних видов рода *Hemiaulus* можно наблюдать частичную замену механического соединения соединением слизью. Последний тип более прогрессивен и широко встречается у современных видов.

Анализ встречаемости и вероятностной эволюции ложных глазков, глазков и аналогичных им структур показывает, что они неоднократно возникали в различных группах «в результате параллельного развития» (Глезер, 1983 : 996), поэтому их таксономическая значимость для характеристики крупных таксонов значительно ниже, чем считалось ранее (Simonsen, 1979).

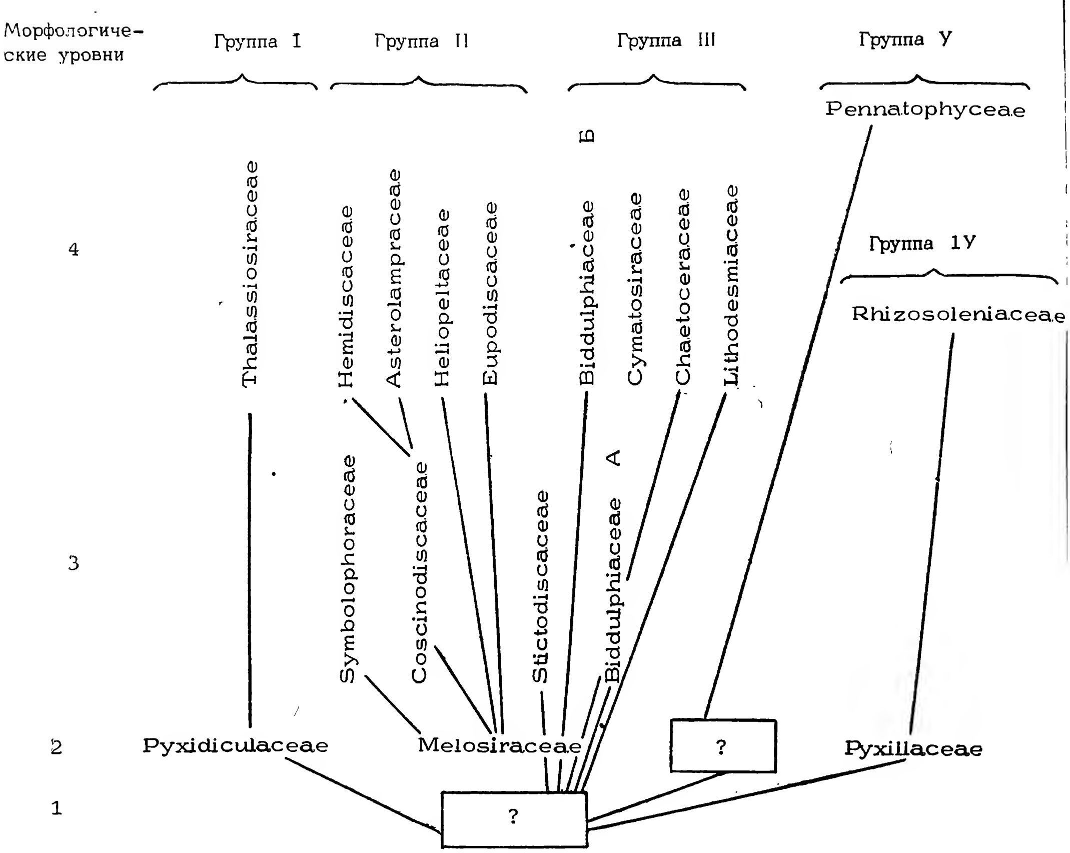
Лабиатные выросты отмечены у большинства диатомовых водорослей, и их значению в таксономии отводилась главная роль (Simonsen, 1979; Караева, Джафарова, 1982; Беклемишев, Семина, 1982). Функция этих выростов, несмотря на многочисленные гипотезы, остается неясной. Противоречивы предположения и об эволюции расположения лабиатных выростов на створке. Simonsen (1979) первичным считал один лабиатный вырост в центре створки, а все последующие многочисленные модели их расположения — вторичными. К. В. Беклемишев и Г. И. Семина определяют как примитивную створку с неопределенно большим числом и расположением выростов. Первая точка зрения основывается на присутствии у древних представителей родов *Pyxidicula* Ehr. и *Stephanopyxis* Ehr. одного лабиатного выроста в центре створки (Simonsen, 1979). Наши исследования показали, что древние и современные виды этих родов имеют обычно неопределенное число выростов на створке, что подтверждает теоретические данные Беклемишева и Семиной. В ходе эволюции выросты по расположению разделились на две основные группы. Для одной группы типично краевое кольцо выростов, для другой — в центре. Остальные многочисленные модели расположения лабиатных выростов у диатомовых водорослей (Беклемишев, Семина, 1982) характеризуются числом выростов в пределах типа и в значительной мере могут определять родовую принадлежность таксона. Три типа расположения лабиатных выростов — неопределенно большое число по всей створке, краевое кольцо и центральная группа — позволяют охарактеризовать крупные таксоны (семейства).

Симметрия панциря, основополагающая в системе Schütt (1896) и сохраненная в системах Simonsen (1979) и Глезер (1981), при данной интерпретации основных морфологических признаков теряет свое значение в качестве ведущего признака при характеристике классов диатомовых водорослей. Согласно И. В. Макаровой (Makarova, 1981), биологические признаки, экология, географическое распространение и некоторые другие являются существенными в систематике видов и внутривидовых таксонов.

Группа специфических признаков, обозначенных как Х-признаки (см. рисунок), включает выросты с опорами, ложный узелок, радиальные внутренние камеры, радиальную волнистость створки, ложный глазок, глазок и другие. Эти признаки рассматриваются как специализированные, присущие определенной группе родов и могут служить для отделения одного семейства от другого в пределах эволюционного ряда, например сем. *Hemidiscaceae* Hendey от сем. *Coscinodiscaceae* Kütz. Предложенная соподчиненность признаков показывает, что кремнистый панцирь с двухстворчатой структурой может характеризовать отдел (класс) диатомовых водорослей, положение велума ареол, контур панциря и его полярность — основные эволюционные ряды — порядки. Строение ареол, типы расположения лабиатных выростов, наличие специализированного признака и отчасти форма панциря отличают семейства в пределах эволюционных рядов. Форма створки, детальные модели локализации лабиатных выростов, строение локул у ареол и расположение последних на створке — определяющие признаки родов в семействах.

Такое понимание соподчиненности морфологических признаков панциря дает возможность создать более естественную филогенетическую систему центрических диатомовых водорослей (см. схему).

В основе системы лежит принцип монофилитического происхождения диатомовых водорослей. Статус примитивности (древности) признаков уже обсуждался в литературе (Simonsen, 1979; Беклемишев, Семина, 1982; Николаев, 1984). Характеристика примитивных признаков, данная Беклемишевым и Семиной (1982), подтверждена нами при изучении морфологии древних видов из меловых отложений, например видов рода *Stephanopyxis*. Вероятно, предки диатомовых водорослей были близки к видам этого рода (Николаев, 1984). Они составляют 1-й морфологический уровень системы.



Система центрических диатомовых водорослей

Следующий, 2-й уровень включает 4 семейства: *Pyxidiculaceae* Nikolaev, *Melosiraceae* Kütz., *Pyxillaceae* Schütt и предполагаемое семейство, которое дало начало группе биддульфиоидных диатомовых водорослей. Сем. *Pyxidiculaceae* характеризуется пороидными или локулярными ареолами с внутренним положением велума, актиноморфным, иногда полиморфным контуром панциря и неопределенным числом и расположением лабиатных выростов (Николаев, 1984). Сем. *Melosiraceae* отличается от сем. *Pyxidiculaceae* только положением велума ареол на наружной поверхности створки. Представители предполагаемого семейства могут характеризоваться полигональным, реже актиноморфным контуром панциря с тенденцией к образованию полюсов, пороидной ареолой с наружным расположением велума и неопределенным числом и расположением лабиатных выростов. Вероятными представителями этого семейства могут быть некоторые виды родов *Pseudotriceratium* Grun., *Triceratium* Ehr., *Trinacria* Heiberg и др. Признаками сем. *Pyxillaceae* являются однополярность панциря, пороидная или локулярная ареолы с наружным велумом. Лабиатные выросты расположены в центре створки или они редуцированы. Низкая специализация признаков у семейств этого уровня позволяет считать их начальными основных эволюционных рядов диатомовых водорослей.

3-й морфологический уровень образуют 5 семейств диатомовых водорослей. Семейства *Symbolophoraceae* Nikolaev и *Coscinodiscaceea* Kütz. филогенетически связаны с сем. *Melosiraceae*. Они имеют актиноморфный, реже полиморфный контур панциря без полюсов, локулярную ареолу с наружным велумом и центральную группу (сем. *Symbolophoraceae*) или краевое кольцо (сем. *Coscinodiscaceae*) лабиатных выростов. Сем. *Stictodiscaceae* Schütt характеризуется пороидной ареолой с велумом и волой, центральной группой выростов, или они редуцированы, актиноморфным или полиморфным контуром панциря с признаками полярности. Семейство, обозначенное на схеме *Biddulphiaceae* А, объединяет роды, виды которых могут иметь полигональный контур панциря с полюсами, пороидную ареолу с наружным велумом и лабиатные выросты, образующие центральную группу, или выросты отсутствуют и глазки различного строения. Этими признаками обладают, например, *Eucampia zoodiacum* Ehr., *Odontella aurita* Agardh и др.

Сем. *Rhizosoleniaceae* Petit по основным морфологическим признакам идентично сем. *Pyxillaceae*. По мере накопления данных о морфологическом строении современных и древних видов родов *Gladius* Forti et Schulz, *Pyxilla* Grev., *Rhizosolenia* Brightw. и других становится очевидным необходимость объединения родов этих семейств в одно монотипное семейство.

Следующий, 4-й уровень включает 9 семейств. Сем. *Thalassiosiraceae* (Lebour) emend. Hasle филогенетически связано с сем. *Pyxidiculaceae*, но отличается от последнего наличием выростов с опорами. Два семейства (*Hemidiscaceae* Hendey и *Asterolampraceae* H. L. Smith) различаются между собою по специализированному X-признаку. Представители первого семейства имеют ложный узелок, который не всегда отчетливо выражен. Основным признаком этого семейства является наличие лабиатных выростов актиноциклюсового типа, расположенных на конце длинного радиального ряда ареол. Второе семейство характеризуется присутствием радиальных камер, которые развились из локулярных ареол видов, близких к роду *Coscinodiscus*. Оба семейства филогенетически связаны с сем. *Coscinodiscaceae*. Представители сем. *Heliopeltaceae* H. L. Smith имеют тенденцию к образованию радиальной волнистости створки (виды рода *Actinopthychus* Ehr.) и выростов (сосков) (виды рода *Aulacodiscus* Ehr.).

Simonsen (1979) и Глезер (1983) указывали на искусственность объединения родов в сем. *Eupodiscaceae* по одному признаку — присутствию глазков. Вероятно, представители семейства образуют три группы родов. Одна группа с актиноморфным панцирем, локулярными ареолами и лабиатными выростами по краю створки составит собственно сем. *Eupodiscaceae*. Вторая группа родов с полигональным панцирем, пороидными ареолами и центральной группой выростов останется в биддульфиоидной группе семейств, а немногочисленные здесь виды с внутренним расположением велума у ареол следует перенести в сем. *Pyxidiculaceae*.

Семейства *Chaetoceraceae* H. L. Smith и *Lithodesmiaceae* Kütz определяются Simonsen (1979) по специфическому признаку. Первое семейство — по наличию своеобразного контура панциря, второе — по двойному лабиатному выросту. Новое семейство — *Cymathosiraceae* Hasle (Hasle e. a., 1983) — также достаточно специфично по ряду признаков, и его объем и таксономическое положение определенные.

Семейство, обозначенное на схеме *Biddulphiaceae* Б, вероятно, будет образовано из родов семейств *Biddulphiaceae* и *Eupodiscaceae* в их старом объеме (Simonsen, 1979). Это новое семейство объединяет роды с полигональным контуром панциря, пороидными ареолами и краевыми лабиатными выростами и глазками различного строения. Все 4 семейства, перечисленные выше, вероятно, берут начало от гипотетического семейства 2-го морфологического уровня. Отсюда выводятся и пеннатные диатомовые водоросли (группа V).

По морфологическим признакам семейства диатомовых водорослей составляют четыре уровня — от примитивного до специализированного. Пеннатные диатомовые водоросли также, вероятно, могут образовать несколько уровней, соответствующих определенным таксонам. Семейства со сходными морфологическими признаками образуют группы, которые соответствуют основным эволюционным рядам диатомовых водорослей и могут быть возведены в ранг порядков. Группа I состоит из семейств *Pyxidiculaceae* и *Thalassiosiraceae*. Она характеризуется внутренним положением велума у ареол. Эта группа, вероятно, дополнится видами с аналогичным строением ареол, которые находятся в настоящее время в других семействах. Группу II составляют семейства *Melosiraceae*, *Symbolophoraceae*, *Coscinodiscaceae*, *Hemidiscaceae*, *Asterolampraceae*, *Heliopeltaceae* и *Eupodiscaceae*. У представителей этой группы присутствуют локулярные ареолы с наружным велумом, имеется преимущественно актиноморфный контур панциря и различные модели расположения лабиатных выростов, но преобладает их краевое расположение. Группу III образуют биддульфиоидные диатомовые водоросли семейств *Stictodiscaceae*, *Biddulphiaceae* А, *Biddulphiaceae* Б, *Cymatosiraceae*, *Chaetoceraceae* и *Lithodesmiaceae*, у представителей которых преобладают пороидные ареолы и полигональный контур панциря. Последнюю, IV группу составляют семейства *Pyxillaceae* и *Rhizosoleniaceae*. Морфологические различия между ними незначительные, и они, вероятно, должны быть объединены в одно семейство.

Любая естественная филогенетическая система должна быть наглядной, нести определенную информативную нагрузку, отражать общие закономерности эволюционного процесса. Предложенная система центрических диатомовых водорослей основывается на комбинации основных признаков и выделении морфологических уровней семейств. Семейства образуют группы (порядки), соответствующие эволюционным рядам. Эволюционные ряды включают семейства с различными комбинациями морфологических признаков, причем чем больше объем порядка, тем разнообразнее представлены комбинации признаков. В пределах крупных эволюционных рядов находят свое отражение закономерность парагенетического развития таксонов, дивергенция таксонов на ранних этапах эволюции и конвергентность морфологических структур.

Настоящая классификация представляет собой основу системы. Для ее превращения в естественную классификационную систему в первую очередь необходимо установить объем семейств на основании диагностической значимости признаков с учетом развития таксонов в историческом аспекте.

Автор благодарит И. В. Макарову, Н. И. Караеву и Н. И. Стрельникову за помощь и ценные критические замечания при подготовке настоящей статьи.

ЛИТЕРАТУРА

Беклемишев К. В., Семина Г. И. Органоиды створки и некоторые черты эволюции диатомей (*Bacillariophyta*). — Журн. общ. биол., 1982, т. 43, № 4, с. 497—507. — *Глезер З. И.* К разработке новой классификации диатомовых водорослей. — Тез. к докл. на II Всес. палеоальгол. совещ. Киев, 1981, с. 108—110. — *Глезер З. И.* Таксономическая значимость признаков у диатомовых водорослей в свете разработки новой классификации *Bacillariophyta*. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 8, с. 993—1001. — *Диатомовые* водоросли СССР. Л.: Наука, 1974, т. 1. 403 с. — *Караева Н. И., Джафарова С. К.* Двугубые выросты диатомей, их строение и локализация. Баку, 1982. Деп. ВИНИТИ, № 2100—82 Деп. 24 с. — *Николаев В. А.* О роде *Symbolophora* (*Bacillariophyta*). — Бот. журн., 1983, т. 68, № 8, с. 1123—1128. — *Николаев В. А.* О значении строения ареол для таксономии диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*). — Бот. журн., 1984, т. 69, № 8, с. 1040—1047. — *Прошкина-Лавренко А. И.* О таксономии диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*). — Бот. журн., 1974, т. 62, № 2, с. 192—213. — *Hasle G. R., Stosch H. A. von, Syvertsen E. E. Cymatosiraceae*, a new diatom family. — Bacillaria, 1983, N 6, p. 9—156. — *Makarova I. V.* Principles of the systematics of *Thalassiosira* Cleve and the significance of its taxonomic characters. — Proc. 6-th symposium on recent and fossil diatoms. Koenigstein, 1981, p. 1—9. — *Ross R., Sims P. A.* Observation on family and generic limits in the *Centrales*. — Beih. Nova Hedw., 1973, Hf 45, p. 97—132. — *Round F. E., Sims P. A.* The distribution of diatom genera in marine and freshwaters environments and some evolutionary considerations. — Proc. 6th symposium on recent and fossil diatoms. Koenigstein, 1981, p. 301—320. — *Schütt F. Bacillariales.* — In: Engler, Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 1896, vol. 1, 1b, p. 31—153. — *Simonsen R.* Ideas for a more natural system of the centric diatoms. — Beih. Nova Hedw., 1972, Hf 39, p. 37—54. — *Simonsen R.* The diatom system; ideas on phylogeny. — Bacillaria, 1979, № 2, p. 9—71. — *Sims P. A.* A taxonomic study of the genus *Epithemia* with special reference to the type species *E. turgida* (Ehr.) Kutz. — Bacillaria, 1983, N 6, p. 211—236.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 20 VI 1984.

УДК 582.669.2 (47+57)

В. А. Шулц

РОД *SAPONARIA* S. STR. (*CARYOPHYLLACEAE*) ВО ФЛОРЕ СССР

V. A. SCHULTZ. THE GENUS *SAPONARIA* S. STR. (*CARYOPHYLLACEAE*) IN THE FLORA OF THE USSR

Впервые приводится система рода *Saponaria* s. str. для видов СССР, сделаны 3 новые номенклатурные комбинации на видовом, подсекционном и секционном уровнях. Род представлен в СССР 9 видами и разделен на 2 подрода: *Saponaria* (с 2 секциями — *Silenoides* и *Saponaria*) и *Saporhizaea* (с 2 секциями — *Parviflorae* и *Proteinia*; последняя в свою очередь разделена на 2 подсекции — *Bifidae* и *Coarctatae*). Приводятся уточненное описание рода, краткий обзор видов рода, встречающихся в СССР, и таблица для их определения, а также сведения об их экологии и распространении.

Род *Saponaria* L. s. l. принадлежит к числу критических таксонов в сем. *Caryophyllaceae*. Главной проблемой этого рода является проблема его границ.

Со времен К. Линнея, т. е. с момента опубликования рода *Saponaria* Линнеем в 1753 г. в «Species plantarum», представление об его объеме неоднократно менялось.

Следует отметить, что уже сам автор рода своими работами (Linnaeus, 1753, 1768, 1771) во второй половине XVIII в. положил начало более или менее широкому пониманию объема рода *Saponaria*. После Линнея большинство авторов рассматривают этот род довольно широко, сохраняя его гетерогенность. Только в последние годы были сделаны попытки выделения ряда групп видов в самостоятельные роды: в 1951 г. K. Rechinger выделил *S. griffithiana* Boiss. в особый род *Pleioneura* Rech. fil.; в 1971 г. О. Н. Бондаренко при обработке гвоздичных для «Определителя растений Средней Азии» установила новый род *Bolbosaponaria* Bondar.; С. С. Иконников в 1976 г. описал новый род *Psammophiliella* Ikonn., а в 1979 г. — род *Pseudosaponaria* (F. Williams) Ikonn.

Для изучения видов рода *Saponaria* s. l. мы использовали морфолого-географический метод, исследовали поверхность пыльцевых зерен на световом и сканирующем электронных микроскопах, макроскульптуру и микроскульптуру семенной кожуры (последнюю на сканирующем электронном микроскопе); изучали также анатомию эпидермы листовой пластинки и семенной кожуры.

На основе полученных данных мы принимаем разделение рода *Saponaria* s. l. на 4 рода. Из ранее выделенных родов мы сохранили родовой статус у *Bolbosaponaria*, *Pseudosaponaria* (Шулц, 1983а, б), *Saponaria* s. str.; нами восстановлен монотипный род *Spanizium* Griseb. (Шулц, 1984).

Настоящая статья посвящена критическому пересмотру отечественных видов рода *Saponaria* s. str. и его системе.

Специальных работ по таксономии рода *Saponaria* s. str. для территории СССР нет. Сведения о систематике и географии мыльнянок этой территории даны во «Флоре СССР» (Горшкова, 1936) и многочисленных флористических сводках по определенным районам страны (Гроссгейм, 1945; Рзазаде, 1952; Введенский, 1953; Никитина, 1955; Шишкин, Аветисян, 1956; Байтенов, Павлов, 1960; Овчинников, 1968; Гвинианидзе, 1978, и др.).

Род *Saponaria* s. str. содержит около 34 видов. Для СССР в томе 6 «Флоры СССР» (Горшкова, 1936) приняты 9 видов. Однако впоследствии отдельные виды были исключены из рода *Saponaria* или выделены в особые роды; ряд видов был описан вновь.

В результате нашей ревизии рода *Saponaria* s. str. выяснилось, что он содержит 9 видов с территории СССР, но видовой состав по сравнению с принятым в томе 6 «Флоры СССР» (Горшкова, 1936) изменился.

Последняя монографическая обработка рода *Saponaria* в полном объеме была осуществлена австрийским ботаником G. Simmler (1910) более 70 лет назад. Судя по составу видов, она род *Saponaria* рассматривала шире, чем мы. В ее системе род *Saponaria* разделен на 2 подрода: *Saponariella* Simmler (*Saponaria*) и *Saporhizaea* Simmler. Для разграничения подродов Simmler использовала морфологические признаки чашечки и лепестков, а также географическое распространение видов. Следует отметить, что приводимые ею признаки подродов перекрываются.

Деление рода на 2 подрода подтверждают и результаты наших исследований, но для разделения их мы используем иные признаки: характер перехода отгиба в ноготок, форму выростов на адаксиальной стороне вдоль ноготка, жилкование лепестков и присутствие или отсутствие придатков в основании отгиба.

В подроде *Saponariella* Simmler установила три секции, в пределах которых описала группы видов неопределенного таксономического ранга. Из исследованных нами видов она к этому подроду отнесла *S. officinalis* L. и *S. glutinosa* Bieb., выделив их в монотипные группы в составе разных секций. На основе признаков соцветия, чашечки, лепестков и сильно выраженного габитуального сходства мы предлагаем оба вида включить в типовую секцию *Saponaria*.

По наличию придатков у основании отгиба и характеру перехода отгиба в ноготок *S. griffithiana*, на наш взгляд, следует отнести к подроду *Saponaria*. Simmler, по-видимому, на основе лишь географического распространения включила этот вид в подрод *Saporhizaea*. Таксономические различия между *S. griffithiana*, с одной стороны, *S. officinalis* и *S. glutinosa* — с другой, послужили основанием для сохранения нами *S. griffithiana* в подроде *Saponaria* в ранге монотипной секции *Silenoides* Boiss., как это уже сделал E. Boissier (1867).

Подрод *Saporhizaea* Simmler разделила на 2 секции: *Proteinia* Ser. и *Silenoides*. Секцию *Proteinia* мы сохраняем в понимании автора с незначительными изменениями: ее группы — *Bifidae* и *Tridentatae* — мы объединяем и принимаем в ранге подсекции *Bifidae*.

Вторая секция подрода *Saporhizaea—Silenoides* с двумя подсекциями — *Cerastraria* Simmler и *Spanizium* (Griseb.) Simmler — является сборным таксоном. Группы *Parviflorae* и *Coarctatae* в подсекции *Cerastraria* представлены видами, принадлежащими к разным линиям эволюции в роде *Saponaria*. Мы предлагаем группу *Parviflorae* повысить до ранга секции такого же названия, исключив из ее состава *S. griffithiana*.

Группа *Coarctatae* у Simmler представлена двумя видами: *S. parvula* Bunge (*S. spathulifolia* (Fenzl) Vved.) и *S. sewerzowii* Regel et Schmalh. (*Bolbosaponaria sewerzowii* (Regel et Schmalh.) Bondar.). Объединение этих видов, представляющих разные уровни и линии эволюции, в одну группу ошибочно. Некоторое внешнее сходство обоих видов в какой-то мере проявляется в форме коробочки, а различия между ними — в подземных органах, в продолжительности жизненного цикла, в скульптуре семенной кожуры, в морфологии пыльцевых зерен, в форме чашечки. Мы принимаем группу *Coarctatae* в составе трех видов и считаем подсекцией такого же названия секции *Proteinia*.

В подсекции *Spanizium* Simmler по морфологии лепестков, коробочки, соцветия и продолжительности жизненного цикла объединила *S. kotschyi* Boiss. и *S. prostrata* Willd. Эти виды характеризуются признаками, имеющими разную таксономическую значимость, поэтому невозможно согласиться с объединением их в одну секцию. *S. prostrata* сильно отличается от *S. kotschyi* признаками высокой специализации, такими как невскрывающаяся, малосеменная, опадающая вместе с разрастающейся чашечкой коробочка. Указанные признаки послужили основанием для восстановления монотипного рода *Spanizium* (Шулц, 1984).

Таким образом, в результате комплексного морфолого-анатомического изучения видов рода *Saponaria* s. l. составлена система рода *Saponaria* s. str. для видов СССР, которая приводится впервые. По системе, предложенной нами, род *Saponaria* s. str. во флоре СССР представлен двумя подродами; подроды содержат каждый по две секции, а секция *Proteinia* из подрода *Saporhizaea* — две подсекции.

Приводим уточненную характеристику рода *Saponaria* s. str. и его систему для видов в СССР.

Saponaria L. 1753, Sp. Pl. : 408, p. p.; idem, 1754, Gen. Pl., ed. 5 : 191, p. p.; Simmler, 1910, Monogr. Gatt. *Saponaria* : 4, p. p.; Горшк. 1936, Фл. СССР, 6 : 681, p. p.; Chater, 1964, Fl. Europ. 1 : 184; Hedge, 1967, in P. H. Davis, Fl. Turkey, 2 : 138, p. p. — *Bootia* Neck. 1768, Delic. Gallo-Belg. 1 : 193, non

Adans. 1763, Fam. Pl. 2 : 320, 527. — *Pleioneura* Rech. fil. 1951, Bot. Jahrb. 75, 3 : 357; idem, 1963, Ann. Naturh. Mus. (Wien) 66 : 45. — Мыльнянка.

Цветки обоеполые, актиноморфные, 5-членные, крупные или средних размеров, одиночные или собраны в соцветия. Чашечка сростнолистная, трубчатая, травянистая или до $^1/_3$ с перепончатыми полосами, 5-зубчатая, с более или менее параллельными главными жилками на чашелистиках. Лепестки свободные, розовые, красно-фиолетовые, белые или желтые (вне СССР), с выростами на адаксиальной стороне вдоль ноготка. Тычинок 10, в двух кругах. Пыльцевые зерна рассеянно (8, 10) 12-поровые, с шипиковой скульптурой экзины. Завязь верхняя, одногнездная, из двух (у видов вне СССР также из трех) плодолистиков, со свободной центральной плацентацией, с 2 (3) столбиками. Плод — одногнездная, многосеменная, вскрывающаяся 4 зубчиками коробочка, сохраняющаяся на растении. Поверхность семенной кожуры бугорчатая; бугорки в очертании неправильные, округло-угловатые или вытянутые в радиальном направлении к рубчику. Многолетние, одно- или двулетние травянистые растения с цельнокрайными, супротивными, сидячими или при основании оттянутыми листьями.

Лектотип: *S. officinalis* L.

Род содержит около 34 видов. Из них в СССР встречаются 9 видов, распространенных в европейской части СССР, в Западной Сибири, на Кавказе и в Средней Азии.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Чашечка крупная, 25—28 мм дл. и 3—5 мм шир., длинноцилиндрическая или в основании немного вздутая. Стеблевые листья широко- или продолговато-яйцевидные или эллиптические, 2.5—6 см дл. и 1.5—4 см шир., с 3 жилками . . . . 2.

— Чашечка меньших размеров, 6—16 мм дл. и 2—6 мм шир. . . . . 3.

2. Все растение железисто-опушенное, 20—60 см выс. Лепестки темно-пурпурные. Пыльцевые зерна 10-поровые. Клетки-бугорки семенной кожуры в очертании неправильной или округло-угловатой формы, в основании ровные . . . . 3. *S. glutinosa.*

— Растение голое или нежелезисто коротко опушенное, 40—80 см выс. Лепестки белые или бледно-розовые. Пыльцевые зерна 12-поровые. Клетки-бугорки семенной кожуры вытянуты в радиальном направлении к рубчику, в основании слабо извилистые . . . . 2. *S. officinalis.*

3. Многолетнее голое растение до 70 см выс. Лепестки бледно-розовые, немного длиннее чашечки, с резким переходом отгиба в ноготок, при основании отгиба с короткими придатками. Пыльцевые зерна 12-поровые. Клетки-бугорки семенной кожуры в очертании неправильно или округло-угловатой формы . . . . 1. *S. griffithiana.*

— Двулетние и однолетние растения с опушенными стеблями до 23 см выс. Лепестки с постепенным или более менее резким переходом отгиба в ноготок, при основании отгиба без придатков. Клетки-бугорки семенной кожуры в очертании вытянуты в радиальном направлении к рубчику . . . 4.

4. Растение двулетнее, с несколькими тонкими слабо ветвящимися в соцветии стеблями. Лепестки розовые, цельные, узкояйцевидные или линейно-лопатчатые. Пыльцевые зерна 12-поровые . . . . 4. *S. cerastoides.*

— Растения однолетние, стебель от самого основания растопыренно-ветвящийся . . . . 5.

5. Лепестки узко-обратнотреугольные, на верхушке выемчатые. Коробочка цилиндрическая, кверху немного суженная . . . . 6.

— Лепестки продолговато- или линейно-лопатчатые. Коробочка продолговатая или продолговато-яйцевидная . . . . 7.

6. Все растение густо мохнато-железистое. Листья продолговатые или ланцетные, с одной жилкой. Лепестки ярко-розовые. Соцветие плотное. Пыльцевые зерна 10-поровые. Гексагональные вытянутые клетки-бугорки семенной кожуры в основании ровные . . . . 6. *S. viscosa.*

— Листья голые, с сизоватым налетом, с 3 жилками. Стебель и чашечка оттопыренно железисто-опушенные. Пыльцевые зерна 12-поровые. Клетки-бугорки семенной кожуры в основании извилистые . . . 5. *S. orientalis.*

7. Растение курчаво опушенное, с примесью железистых волосков. Лепестки продолговато-лопатчатые, 11.5 мм дл. и 2.5 мм шир. Коробочка продолговато-яйцевидная . . . . 8. *S. gypsacea.*

— Опушение растений без примеси железистых волосков . . . . 8.

8. Лепестки белые или бледно-розовые, линейно-лопатчатые, с постепенным переходом отгиба в ноготок, 8.5 мм дл. и 1 мм шир. Пыльцевые зерна 12-поровые. Коробочка продолговато-яйцевидная . . . 7. *S. spathulifolia.*

— Лепестки розовые, продолговато-лопатчатые, с более или менее резким переходом отгиба в ноготок, 10.5 мм дл. и 1.5—2 мм шир. Пыльцевые зерна 8-поровые. Коробочка продолговатая . . . . 9. *S. tadzhikistanica.*

Подрод 1. *Saponaria.* — Meusel und Mühlberg, 1971, in Hegi, Ill. Fl. Mitteleur., Aufl. 2, 3, 2, 7 : 969. — Subgen. *Bootia* (Neck.) Pax, 1889, in Engler und Prantl, Nat. Pflanzenfam. 3, 1b : 78, p. p. — Subgen. *Saponariella* Simmler, 1910, Monogr. Gatt. *Saponaria* : 23, 25; Aschers. und Graebn. 1929, Syn. Mitteleur. Fl. 5, 2 : 481; Pax und K. Hoffm. 1934, in Engler und Prantl, Nat. Pflanzenfam., Aufl. 2, 16 c : 362.

Лепестки с резким переходом отгиба в ноготок, на адаксиальной стороне ноготка вдоль главной жилки с крыловидными выростами, с шиловидными придатками при основании отгиба. Ноготок с одной жилкой, разветвляющейся под придатками у основания отгиба на 3 ветви, анастомозирующие в отгибе.

Тип: лектотип рода.

Во флоре СССР подрод представлен 3 видами.

Секция 1. *Silenoides* Boiss. 1867, Fl. Or. 1 : 524; О. и Б. Федч. 1909, Переч. раст. Туркест. 2 : 111, p. p.; Simmler, 1910, Monogr. Gatt. *Saponaria* : 25, 62, p. p.; Pax und K. Hoffm. 1934, in Engler und Prantl, Nat. Pflanzenfam., Aufl. 2, 16 c : 363, p. p. — Gen. *Pleioneura* Rech. fil. 1951, Bot. Jahrb. 75, 3 : 357; idem, 1963, Ann. Naturh. Mus. (Wien) 66 : 45.

Цветки на длинных цветоножках, скучены в очень рыхлые, растопыренно ветвистые соцветия в верхней части стебля. Чашечка продолговатая. Листья продолговато-линейные или ланцетные.

Лектотип: *S. griffithiana* Boiss.

Секция представлена одним видом, распространенным в Средней Азии, Афганистане и Пакистане.

1. *S. griffithiana* Boiss. 1854, Diagn. Pl. Or., ser. 2, 1 : 70; idem, 1867, Fl. Or. 1 : 524; О. и Б. Федч. 1909, Переч. раст. Туркест. 2 : 111; Simmler, 1910, Monogr. Gatt. *Saponaria* : 25, 64; Горшк. 1936, Фл. СССР, 6 : 864; Введ. 1953, Фл. Узбек. 2 : 425; Е. Никит. 1955, Фл. КиргССР, 5 : 170; Mizushima, 1960, in Kitam., Fl. Afgh. : 114; Овч. 1968, Фл. ТаджССР, 3 : 635; Бондар. 1971, Опред. раст. Ср. Азии, 2 : 327. — *S. corrugata* Franch. 1883, Ann. Sci. Nat. (Paris), sér. 6, 15 : 237. — *S. silenoides* Winkl. 1891, Vid. Meddel. Dansk Naturh. Foren. Kjøbenhavn: 50. — *Pleioneura griffithiana* (Boiss.) Rech. fil. 1951, Bot. Jahrb. 75, 3 : 357; idem, 1963, Ann. Naturh. Mus. (Wien) 66 : 45. — *P. silenoides* Rech. fil. 1951, l. c. : 358. — Мыльнянка Гриффита.

Тип: «in regno Afghanistan, N° 1642, Griffith» (G, non vidi).

Растет на сухих каменистых, щебнистых и мелкоземлисто-щебнистых склонах, скалах у верхнего предела древесной растительности и в субальпийском поясе на высотах 2300—3600 м над ур. м., на галечниках и песчаных наносах рек, иногда на полях как сорняк.

Географическое распространение в СССР. Памиро-Алай (Киргизская ССР, Узбекская ССР, Таджикская ССР).

Географическое распространение за пределами СССР. Иран?, Афганистан, западная часть Пакистана.

Примечание. С. Г. Горшкова (1936) и M. Mizushima (1960) указывают на распространение этого вида в Иране, но A. Parsa (1951) не приводит его для этой страны.

Секция 2. *Saponaria.* — Sect. *Bootia* (Neck.) Ser. 1824, in DC., Prodr. 1 : 365, p. p.; Ledeb. 1842, Fl. Ross. 1 : 300; Griseb. 1843, Spicil. Fl. Rumel. 1 : 180; Boiss. 1867, Fl. Or. 1 : 526, p. p. — Sect. *Eubootia* Pax, 1889, in Engler und Prantl, Nat. Pflanzenfam. 3, 1b : 78, p. p. — § *Glutinosae* Simmler, 1910, Monogr. Gatt. *Saponaria* : 23, 25, stat. indef. — § *Latifoliae* Simmler, 1910, l. c. : 24, 53, stat. indef. — Subsect. *Glutinosae* (Simmler) Aschers. et Graebn. 1929, Syn. Mitteleur. Fl. 5, 2 : 488; Pax und K. Hoffm. 1934, in Engler und Prantl, Nat. Pflanzenfam., Aufl. 2, 16 c : 362; Meusel und Mühlberg, 1971, in Hegi, Ill. Fl. Mitteleur., Aufl. 2, 3, 2, 7 : 969. — Subsect. *Latifoliae* (Simmler) Aschers. et Graebn. 1929, l. c. : 481; Pax und K. Hoffm. 1934, l. c. : 362; Meusel und Mühlberg, 1971, l. c. : 969.

Цветки на коротких цветоножках, скучены в более или менее плотные соцветия в верхней части стебля. Чашечка цилиндрическая, в основании немного вздутая. Листья крупные, продолговато-яйцевидные или эллиптические.

Тип: лектотип рода.

Во флоре СССР секция представлена 2 видами, распространенными в Европе, в Западной Сибири, Малой Азии, на Кавказе, в Средней Азии и Северной Африке.

2. *S. officinalis* L. 1753, Sp. Pl. : 408; Boiss. 1867, Fl. Or. 1 : 523; Simmler, 1910, Monogr. Gatt. *Saponaria* : 24, 53; Горшк. 1936, Фл. СССР, 6 : 863; Гроссг. 1945, Фл. Кавк., изд. 2-е, 3 : 296; Рзазаде, 1952, Фл. Азерб. 3 : 386; Шишк. и Авет. 1956, Фл. Арм. 2 : 210, 215; Байт. и Павл. 1960, Фл. Казахст. 3 : 432; Chater, 1964, Fl. Europ. 1 : 185; Hedge, 1967, in P. H. Davis, Fl. Turkey, 2 : 141; Гвинианидзе, 1978, Фл. Груз., изд. 2-е, 4 : 204; Галушко, 1978, Фл. Северн. Кавк. Опред. 1 : 268. — Мыльнянка лекарственная.

Тип: «in Europa media» (LINN, photo 580/1 LE).

Растет в долинах рек, на галечниках и морских побережьях, на заливных лугах, опушках леса, среди зарослей кустарников, в горных районах до среднего пояса; часто около жилья.

Географическое распространение в СССР. Южная и средняя полосы европейской части СССР, Кавказ, Западная Сибирь. В качестве заносного растения указывается для советского Дальнего Востока (Приморье) (Ворошилов, 1982).

Географическое распространение за пределами СССР. Бóльшая часть Европы (на север распространена до Бельгии, ФРГ, ГДР и Польши), Турция. В качестве заносного встречается в Северной Америке.

3. *S. glutinosa* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 322; Ser. 1824, in DC., Prodr. 1 : 365; Boiss. 1867, Fl. Or. 1 : 528; Simmler, 1910, Monogr. Gatt. *Saponaria* : 23, 35; Aschers. und Graebn. 1929, Syn. Mitteleur. Fl. 5, 2 : 488; Горшк. 1936, Фл. СССР, 6 : 863; Гроссг. 1945, Фл. Кавк., изд. 2-е, 3 : 295; Шишк. 1947, в Е. Вульф, Фл. Крыма, 2, 1 : 165; Гроссг. 1949, Опред. раст. Кавк. : 561; Chater, 1964, Fl. Europ. 1 : 185; Hedge, 1967, in P. H. Davis, Fl. Turkey, 2 : 140. — Мыльнянка клейкая.

Тип: «in Tauriae montosis, ad sylvarum margines locisque sterilibus. Circa pagum Temirdschi frequens» (LE).

Растет на открытых, сухих, каменистых склонах, среди кустарников и в светлых лесах в нижнем горном поясе.

Географическое распространение в СССР. Украинская ССР (горный Крым), юго-западная часть Краснодарского края (западная оконечность Большого Кавказа).

Географическое распространение за пределами СССР. Восточная часть Испании, юго-восточная Европа, северо-западная часть Африки, Турция.

Подрод 2. *Saporhizaea* Simmler, 1910, Monogr. Gatt. *Saponaria* : 24, 58, p. p.; Aschers. und Graebn. 1929, Syn. Mitteleur. Fl. 5, 2 : 493; Pax und K. Hoffm. 1934, in Engler und Prantl, Nat. Pflanzenfam., Aufl. 2, 16c : 363.

Лепестки с постепенным или более или менее резким переходом отгиба в ноготок, на адаксиальной стороне ноготка вдоль главной жилки с рейковидными выростами, без придатков при основании отгиба. Ноготок с тремя жилками, проходящими от основания лепестков через ноготок, зев и анастомозирующими в отгибе.

Лектотип: *S. orientalis* L.

Во флоре СССР подрод содержит 6 видов.

Секция 1. Parviflorae (Simmler) V. A. Shultz comb. nov. — § *Parviflorae* Simmler, 1910, Monogr. Gatt. *Saponaria* : 25, 62, p. p., stat. indef.

Растения двулетние, с несколькими слабо ветвящимися в соцветии стеблями. Лепестки продолговато- или линейно-лопатчатые, с постепенным переходом отгиба в клиновидный ноготок.

Лектотип: *S. cerastoides* Fisch.

Во флоре СССР секция представлена одним видом из Закавказья. К ней принадлежит также эндемичный вид *S. chlorifolia* Kunze из западной части Турции.

4. *S. cerastoides* Fisch. 1831, in C. A. Mey., Verz. Pfl. Cauc. : 212; Boiss. 1867, Fl. Or. 1 : 532; Simmler, 1910, Monogr. Gatt. *Saponaria* : 25, 64; Горшк. 1936, Фл. СССР, 6 : 868; Гроссг. 1945, Фл. Кавк., изд. 2-е, 3 : 296; он же, 1949, Опред. раст. Кавк. : 561; Parsa, 1951, Fl. Iran, 1 : 1015; Рзазаде, 1952, Фл. Азерб. 3 : 386; Hedge, 1967, in P. H. Davis, Fl. Turkey, 2 : 144; Гвинианидзе, 1978, Фл. Груз., изд. 2-е, 4 : 206. — Мыльнянка ясколковидная.

Тип: «Lenkoran, 29 Maji 1830», C. A. Mayer (LE).

Растет на сухих травянистых склонах, в кустарниках, на опушках, у дорог, реже на осыпях до среднего горного пояса.

Географическое распространение в СССР. Грузинская ССР, Азербайджанская ССР.

Географическое распространение за пределами СССР. Турция, Иран.

Секция 2. *Proteinia* Ser. 1824, in DC., Prodr. 1 : 366, p. p.; Ledeb. 1842, Fl. Ross. 1 : 301; Griseb. 1843, Spicil. Fl. Rumel. 1 : 181; Boiss. 1867, Fl. Or. 1 : 530; О. и Б. Федч. 1909, Переч. раст. Туркест. 2 : 112, p. p.; Simmler, 1910, Monogr. Gatt. *Saponaria* : 24, 58; Aschers. und Graebn. 1929, Syn. Mitteleur. Fl. 5, 2 : 494; Parsa, 1951, Fl. Iran, 1 : 1013, p. p. — Subgen. *Proteinia* (Ser.) Pax, 1889, in Engler und Prantl, Nat. Pflanzenfam. 3, 1b : 78.

Растения однолетние, с одним от основания вильчато разветвленным стеблем.

Лектотип: *S. orientalis* L.

Во флоре СССР секция включает 5 видов, распространенных на Кавказе и в Средней Азии.

Подсекция 1. *Bifidae* (Simmler) Aschers. und Graebn. 1929, Syn. Mitteleur. Fl. 5, 2 : 494; Pax und K. Hoffm. 1934, in Engler und Prantl, Nat. Pflanzenfam., Aufl. 2, 16c : 363. — § *Bifidae* Simmler, 1910, Monogr. Gatt. *Saponaria* : 24, 58, stat. indef. — § *Tridentatae* Simmler, 1910, l. c. : 24, 62, stat. indef.

Чашечка целиком травянистая. Лепестки узко-обратнотреугольные, с постепенным переходом отгиба в клиновидный ноготок. Коробочка цилиндрическая, кверху немного суженная.

Лектотип: *S. viscosa* C. A. Mey.

Во флоре СССР подсекция включает 2 вида, распространенных на Кавказе и в Средней Азии (Копетдаг). К ней принадлежит также *S. tridentata* Boiss. из юго-восточной части Турции и северной части Ирака. Simmler (1910) указывает на распространение этого вида также в Сирии.

5. *S. orientalis* L. 1753, Sp. Pl. : 409; Boiss. 1867, Fl. Or. 1 : 531; Simmler, 1910, Monogr. Gatt. *Saponaria* : 24, 58; Aschers. und Graebn. 1929, Syn. Mitteleur. Fl. 5, 2 : 494; Горшк. 1936, Фл. СССР, 6 : 869; Гроссг. 1945, Фл. Кавк., изд. 2-е, 3 : 296; Шишк. 1948, Фл. Туркм. 3 : 83; Гроссг. 1949, Опред. раст. Кавк. : 561; Mizushima, 1960, in Kitam., Fl. Afgh. : 115; Parsa, 1951, Fl. Iran, 1 : 1014; Рзазаде, 1952, Фл. Азерб. 3 : 387; Шишк. и Авет. 1956, Фл. Арм. 2 : 215; Chater, 1964, Fl. Europ. 1 : 185; Hedge, 1967, in P. H. Davis, Fl. Turkey, 2 : 142; Гвинианидзе, 1978, Фл. Груз., изд. 2-е, 4 : 207; Галушко, 1978, Фл. Северн. Кавк. Опред. 1 : 268. — Мыльнянка восточная.

Тип: «in Oriente» (LINN, photo 580/10 LE).

Растет на сухих каменистых, щебнистых, известковых склонах, слабо задерненных или лишенных растительности осыпях, по галечным сухим руслам в нижнем и среднем поясах гор на высотах 1600—2400 (3000 в Иране) м над ур. м.

Географическое распространение в СССР. Грузинская ССР, центральная и южная части Дагестанской АССР, Армянская ССР, Азербайджанская ССР (включая Нахичеванскую АССР), Туркменская ССР (западная и центральная части Копетдага).

Географическое распространение за пределами СССР. Греция, Турция, северная и западная части Ирана, Афганистан. Нахождение вида в Греции сомнительное (Chater, 1964; Hedge, 1967).

6. *S. viscosa* C. A. Mey. 1831, Verz. Pfl. Cauc. : 218; Boiss. 1867, Fl. Or. 1 : 531; Simmler, 1910, Monogr. Gatt. *Saponaria* : 24, 61; Горшк. 1936, Фл. СССР, 6 : 868; Гроссг. 1945, Фл. Кавк., изд. 2-е, 3 : 296; он же, 1949, Опред. раст. Кавк. : 561; Parsa, 1951, Fl. Iran, 1 : 1013; Рзазаде, 1952, Фл. Азерб. 3 : 387; Шишк. и Авет. 1956, Фл. Арм. 2 : 210; Hedge, 1967, in P. H. Davis, Fl. Turkey, 2 : 142. — Мыльнянка липкая.

Тип: «In campis et collibus siccis lapidosis pr. pagum Swant, 20 Junii 1830, N° 145» C. A. Meyer (LE, cum isotypo).

Растет на сухих каменистых, щебнистых склонах и осыпях в нижнем и среднем поясах гор на высотах 400—1800 м над ур. м.

Географическое распространение в СССР. Армянская ССР, Азербайджанская ССР (включая Нахичеванскую АССР), Туркменская ССР (Копетдаг).

Географическое распространение за пределами СССР. Турция, северная часть Ирана.

Подсекция 2. Coarctatae (Simmler) V. A. Shultz comb. nov. — § *Coarctatae* Simmler, 1910, Monogr. Gatt. *Saponaria* : 25, 66, stat. indef.

Чашечка с узкими перепончатыми полосами до $^1/_3$ ее длины, при основании немного суженная. Лепестки продолговато- или линейно-лопатчатые, с постепенным или более или менее резким переходом отгиба в ноготок. Коробочка продолговато-яйцевидная или продолговатая.

Лектотип: *S. spathulifolia* (Fenzl) Vved.

Во флоре СССР подсекция заключает 3 вида из Средней Азии.

7. *S. spathulifolia* (Fenzl) Vved. 1953, Фл. Узбек. 2 : 426; Бондар. 1964, Опред. раст. Каракалп. : 112. — *Gypsophila spathulifolia* Fenzl, 1842, in Ledeb., Fl. Ross. 1 : 290; Boiss. 1867, Fl. Or. 1 : 552; Шишк. 1936, Фл. СССР, 6 : 773; он же, 1948, Фл. Туркм. 3 : 68; Байт. и Павл. 1960, Фл. Казахст. 3 : 411; Barkoudah, 1962, Wentia, 9 : 133; Бондар. 1971, Опред. раст. Ср. Азии, 2 : 289. — *Saponaria parvula* Bunge, 1847, Arb. Naturf. Ver. Riga, 1 : 181; Boiss. 1867, l. c. : 531; О. и Б. Федч. 1909, Переч. раст. Туркест. 2 : 112; Simmler, 1910, Monogr. Gatt. *Saponaria* : 25, 66; Горшк. 1936, Фл. СССР, 6 : 867; Шишк. 1948, цит. соч. : 84. — Мыльнянка лопатчатолистная.

Тип: «in montosis lapidosis littoris orientalis m. Caspii» (LE).

Растет на выходах пестроцветных пород, такырах, каменистых и каменисто-щебнистых склонах.

Географическое распространение. Казахская ССР, Туркменская ССР, Узбекская ССР.

8. *S. gypsacea* Vved. 1941, Бот. мат. (Ташкент) 3 : 11; Введ. 1953, Фл. Узбек. 2 : 426. — *Gypsophila gypsacea* (Vved.) Bondar. 1971, Опред. раст. Ср. Азии, 2 : 290. — Мыльнянка гипсовая.

Тип: Узбекская ССР, Кашкадарьинская обл., пестроцветные низкогорья к юго-востоку от г. Гузар, в окрестности кишлака Кызылчи, пестроцветные холмы, цв. и пл., 2 VI 1935, № К-12, В. Словинский (ТАК).

Растет на выходах третичных пестроцветных, загипсированных и глинистых пород, на склонах, обрывах и осыпях в предгорьях и низкогорьях.

Географическое распространение. Узбекская ССР (Кашкадарьинская обл.).

9. **S. tadzhikistanica (Botsch.) V. A. Shultz comb. nov.** — *Gypsophila tadzhikistanica* Botsch. 1976, Бот. журн. 61, 4 : 511. — Мыльнянка таджикская.

Тип: Южный Таджикистан, пестроцветные низкогорья к югу от горы Бешарча в хр. Бабатаг, 12 V 1975, № 150, В. П. Бочанцев (LE).

Растет на выходах пестроцветных пород в предгорьях.

Географическое распространение. Узбекская ССР (Бабатаг), Таджикская ССР (прикафирниганский Арук-Тау, Арык-Тау).

ЛИТЕРАТУРА

Байтенов М. Б., Павлов Н. В. Роды *Gypsophila* L., *Saponaria* L. — В кн.: Флора Казахстана, т. 3. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1960, с. 402—412, 432. — *Бондаренко О. Н.* Род *Bolbosaponaria* Bondar. — В кн.: Определитель растений Средней Азии, т. 2. Ташкент: Фан, 1971, с. 291—292, 327. — *Введенский А. И.* Род *Saponaria* L. — В кн.: Флора Узбекистана, т. 2. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1953, с. 422—427. — *Ворошилов В. Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с. — *Гвиниашидзе З. И.* Род *Saponaria* L. — В кн.: Флора Грузии, изд. 2-е, т. 4. Тбилиси: Мецниереба, 1978, с. 203—207. — *Горшкова С. Г.* Род *Saponaria* L. — В кн.: Флора СССР, т. 6. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936, с. 861—869. — *Гроссгейм А. А.* Флора Кавказа, изд. 2-е, т. 3. Баку: Изд-во АН АзССР, 1945. 321 с. — *Иконников С. С.* Заметки о гвоздичных (*Caryophyllaceae*), 3. — Нов. сист. высш. раст., 1976, т. 13, с. 113—120. — *Иконников С. С.* Заметки о гвоздичных (*Caryophyllaceae*), 6. — Нов. сист. высш. раст., 1979, т. 15, с. 144—149. — *Никитина Е. В.* Род *Saponaria* L. — В кн.: Флора Киргизской ССР, т. 5. Фрунзе: Изд-во АН КиргССР, 1955, с. 169—171. — *Овчинников П. Н.* Род *Saponaria* L. — В кн.: Флора Таджикской ССР, т. 3. Л.: Наука, 1968, с. 635—640. — *Рзазаде Р. Я.* Род *Saponaria* L. — В кн.: Флора Азербайджана, т. 3. Баку: Изд-во АН АзССР, 1952, с. 385—387. — *Шишкин Б. К., Аветисян Е. М.* Род *Saponaria* L. — В кн.: Флора Армении, т. 2. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1956, с. 210—215. — *Шулц В. А.* О морфологических особенностях и географическом распространении рода *Pseudosaponaria* (*Caryophyllaceae*). — Бот. журн., 1983а, т. 68, № 2, с. 214—218. — *Шулц В. А.* Морфологические особенности рода *Bolbosaponaria* (*Caryophyllaceae*) и его система. — Бот. журн., 1983б, т. 68, № 8, с. 1079—1082. — *Шулц В. А.* Забытый род *Spanizium* (*Caryophyllaceae*). — Бот. журн., 1984, т. 69, № 4, с. 529—531. — *Boissier E.* Flora orientalis. Basileae, Genevae: Apud H. Georg Bipliopolam, 1867, vol. 1. 1017 p. — *Chater A. O.* *Saponaria* L. — In: Flora Europa, vol. 1. Cambridge: Univ. Press, 1964, p. 184—186. — *Hedge I.* *Saponaria* L. — In: *Davis P. H.* Flora of Turkey and the East Aegean Islands, vol. 2. Edinburg: Univ. Press, 1967, p. 138—147. — *Linnaeus C.* Species plantarum. Holmiae: Laurentii Salvii, 1753. 561 p. — *Linnaeus C.* Systema naturae, ed. 12. Holmiae: Laurentii Salvii, 1768, vol. 3, 236 p. — *Linnaeus C.* Mantissa plantarum altera. Holmiae: Laurentii Salvii, 1771, p. 143—584. — *Mizushima M.* *Saponaria* L. — In: *Kitamura S.* Flora of Afghanistan. Kyoto Univ., 1960, p. 109—118. — *Parsa A.* Flore de l'Iran. Teheran: Imprimerie Danesh, 1951, vol. 1, pt 2, p. 977—1707. — *Rechinger K. H.* *Caryophyllaceae* novae persicae, afghanicae et kurdicae. — Bot. Jahrb., 1951, Bd 75, Hf 3, S. 342—364. — *Rechinger K. H.* Die Caryophyllaceen — Gattung *Pleioneura* Rech. f. und ihre systematische Stellung. — Ann. Nat. Mus. (Wien), 1963, Bd 66, Hf 3, S. 45—50. — *Simmler G.* Monographie der Gattung *Saponaria*. Wien: Kaiserlich-Königlichen Hof- und Staatsdruckerei, 1910. 77 S.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 6 VI 1984.

УДК 581.162.1 : 581.45 : 537.533.35

Бот. журн., т. 69, № 11

Л. С. Буболо

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ УЛЬТРАСТРУКТУРЫ КЛЕТОК ХЛОРЕНХИМЫ ЛИСТА НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ФЛОР о. ВРАНГЕЛЯ И ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

L. S. BUBOLO. A COMPARATIVE ULTRASTRUCTURAL ANALYSIS OF THE LEAF CHLORENCHYMA CELLS IN SOME REPRESENTATIVES OF THE WRANGEL ISLAND AND LENINGRAD REGION FLORAS

Проведено сравнительное исследование ультраструктуры клеток хлоренхимы листа *Astragalus alpinus*, *Cardamine pratensis*, *Poa pratensis* на о. Врангеля и популяций этих же видов в Ленинградской обл. Рассмотрена ультраструктура клеток *Cardamine digitata* с о. Врангеля. Показано, что клетки хлоренхимы растений Крайнего Севера характеризуются рядом отличительных особенностей строения: хлоропласты, митохондрии, пероксисомы крупнее и в единице объема клетки их больше, эндоплазматический ретикулум и аппарат Гольджи развиты сильнее. Обсуждается адаптивное значение обнаруженных признаков.

Вопросы строения мезофилла листа находятся в центре внимания широкого круга исследователей. Эта ткань хорошо изучена и ей дана подробная общая характеристика (Василевская, 1940; Вихирева-Василькова, 1966, 1972; Гамалей, Куликов, 1978). Показано, что свет, температура, влажность оказывают значительное влияние на ультраструктуру клеток мезофилла (Силаева, 1978;

Балагурова и др., 1979, 1980; Кислюк и др., 1983а). Так же выяснено, что наблюдаются существенные различия в ультраструктуре клеток близкородственных растений, произрастающих в различных экологических условиях. Однако таких исследований крайне мало (Горышина, Лаверычева, 1980; Pihakaski, 1981; Лаверычева, 1983), а растениям высоких широт в этом плане посвящена лишь одна работа (Мирославов, Буболо, 1980). Детальное изучение особенностей субмикроскопического строения растений Крайнего Севера может дать ценный материал для выявления путей их адаптации и выяснения механизмов устойчивости к условиям низких температур, и это может дать дополнительный материал при решении проблем интродукции растений на север. В связи с этим представлялось целесообразным провести сравнительное изучение клеток хлоренхимы листа растений о. Врангеля и Ленинградской обл., используя морфометрическую оценку основных структурных компонентов клетки.

Материал и методика

На о. Врангеля были собраны *Astragalus alpinus* L. subsp. *arcticus* (Bunge) Hult. (пологая приморская терраса бухты Роджерса), *Cardamine digitata* Richards. (берег р. Нашей), *Poa pratensis* subsp. *alpigena* (Blytt) Hiit., *Cardamine pratensis* L. subsp. *angustifolia* (Hook.) O. E. Schulz (берег р. Гусиной); в Ленинградской обл. — *Astragalus alpinus* subsp. *arcticus* (высокий берег оз. Суходольского), *Cardamine pratensis* L. subsp. *pratensis* (сырой луг у р. Славянки), *Poa pratensis* L. subsp. *pratensis* (разнотравная луговина в окрестностях г. Павловска). У *Astragalus alpinus* фиксировали лист третьего яруса в период зацветания первого соцветия, у *Poa pratensis* и у арктических популяций *Cardamine pratensis*, *C. digitata* также брали лист третьего яруса, а у *Cardamine pratensis* из Ленинградской обл. — лист четвертого яруса (т. е. везде брали листья срединной формации) в период цветения растений. Кусочки тканей из средней трети листовой пластинки фиксировали по общепринятой методике: глутаровым альдегидом и четырехокисью осмия. Материал заливали в аралдит. У *Astragalus alpinus*, *Cardamine pratensis* и *C. digitata* исследовали субэпидермальные клетки палисадной ткани, у *Poa pratensis* — клетки хлоренхимы субэпидермального слоя абаксиальной стороны листа. Сбор и фиксацию материала проводили около 10 ч утра. На о. Врангеля фиксировали *Astragalus alpinus*, *Cardamine digitata* во 2—3-ю декады июля 1979 и 1980 гг., *C. pratensis* — во 2—3-ю декады июля 1980 г. В Ленинградской обл. листья *Astragalus alpinus* фиксировали во 2—3-ю декады июня 1979 и 1980 гг., *C. pratensis* — в 1—2-ю декады июня 1980 г., *Poa pratensis* — во 2—3-ю декады июня 1980 г.

Для морфологического анализа делали снимки срединных срезов 25—30 клеток в каждом варианте. На фотографиях с помощью палеток определяли площади срезов клеток, органелл, белковых и липидных включений, вакуолей. С учетом увеличения вычисляли их реальные размеры. Точечным методом (Силаева, Силаев, 1979; Parkhurst, 1982) определяли парциальный объем структурных элементов хлоропластов у *Astragalus alpinus*. Достоверность различий оценивалась по *t*-критерию для 95%-ного уровня значимости.

Результаты и их обсуждение

Astragalus alpinus, произрастающий в Ленинградской обл., представляет собой достаточно крупное растение с побегами высотой до 25 см. Рахис листа достигает 13, листочек в его средней части варьирует от 1.3 до 1.8 см. Устьица располагаются на обеих сторонах листа. На нижней стороне их содержится в 1.3 раза больше, чем на верхней (табл. 1). Листья имеют дорсивентральное строение. Палисадная ткань состоит из двух слоев клеток; в верхнем слое клетки более сомкнуты, чем в нижнем. Губчатая ткань состоит из 3—4 слоев рыхло лежащих клеток (рис. 1, *А*).

Клетки палисадной ткани сильно вакуолизированы (рис. 2, *А* — см. вклейку; табл. 2). В пристенном слое цитоплазмы располагаются хлоропласты, имеющие правильную линзовидную форму (рис. 2, *А*). Тилакоидная система пластид развита хорошо (рис. 2, *А*, *Б*; табл. 3). Число тилакоидов в гранах колеблется

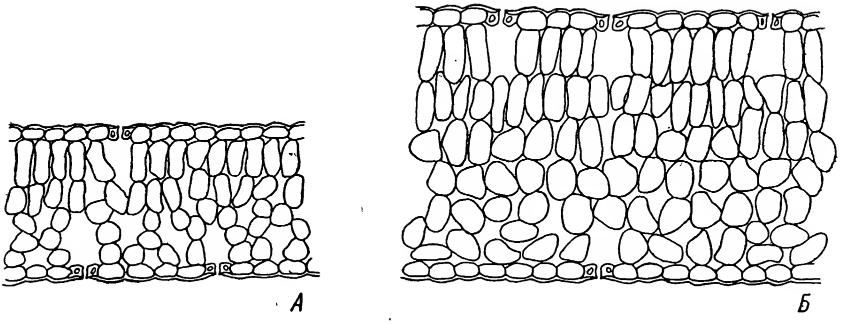


Рис. 1. Поперечный срез листьев *Astragalus alpinus*, произрастающего в Ленинградской обл. (*А*) и на о. Врангеля (*Б*).

в широких пределах: самые крупные граны состоят из 27—32, а самые мелкие — из 2—3 тилакоидов. Наиболее часто встречаются 4—6-тилакоидные граны. Матрикс хлоропластов мелкозернистый, в нем выявляются пластоглобулы. Крахмальные зерна обнаруживаются крайне редко.

Митохондрии в основном овальные, длиной около 0.7 мкм (табл. 4). Матрикс светлый, система крист развита достаточно хорошо (рис. 2, *В*). Обычно митохондрии располагаются поодиночке возле хлоропластов (рис. 2, *А*), иногда 2—3 встречаются вместе и крайне редко группы состоят из 4 митохондрий. Их численность в клетке невелика (табл. 5), а парциальный объем составляет менее 1% (табл. 2).

ТАБЛИЦА 1

Некоторые анатомические особенности листа в зависимости от места произрастания растений

Вид	Место произрастания	Число устьиц на 1 мм² поверхности листа		Толщина листовой пластинки, мкм	Площадь клетки мезофилла, мкм²
		верхней	нижней		
Astragalus alpinus	Ленинградская обл.	$\frac{97.1}{4.1}$	$\frac{123.7}{2.30}$	$\frac{143.5}{6.9}$	$\frac{241.9}{8.30}$
	О. Врангеля	$\frac{162.9}{5.1}$	$\frac{79.7}{1.1}$	$\frac{258.5}{6.1}$	$\frac{424.4}{8.8}$
Cardamine pratensis	Ленинградская обл.	$\frac{88.0}{3.8}$	$\frac{163.3}{9.2}$	$\frac{161.6}{7.1}$	$\frac{448.7}{10.8}$
	О. Врангеля	$\frac{144.4}{5.5}$	$\frac{135.7}{7.5}$	$\frac{300.0}{8.7}$	$\frac{519.1}{12.2}$
C. digitata	То же	$\frac{240.8}{6.4}$	$\frac{208.6}{10.6}$	$\frac{296.7}{8.4}$	$\frac{659.2}{11.2}$
Poa pratensis	Ленинградская обл.	$\frac{135.0}{3.2}$	$\frac{57.1}{2.3}$	$\frac{154.0}{4.8}$	$\frac{256.9}{6.1}$
	О. Врангеля	$\frac{135.7}{3.6}$	$\frac{63.4}{3.2}$	$\frac{156.2}{5.7}$	$\frac{246.6}{4.8}$

Примечание. Здесь и в табл. 2—5 в числителе приведены среднеарифметические величины исследованных параметров, в знаменателе — стандартные ошибки.

Пероксисомы, как правило, овальные, с мелкозернистым матриксом (рис. 2, *Г*). Эндоплазматический ретикулум и аппарат Гольджи развиты слабо. Диктиосомы состоят из 4—6 цистерн (рис. 2, *В*). От цистерн отчленяются мелкие, немногочисленные пузырьки с электроннопрозрачным содержимым.

Astragalus alpinus, собранный на о. Врангеля, по сравнению с растениями Ленинградской обл. более приземистый и мелколистный, у него преобладают стелющиеся побеги. Длина стеблей не превышает 8, длина рахиса листа сред-

ТАБЛИЦА 2

Парциальные объемы структурных компонентов клетки, в %

Вид	Место произрастания	Год сбора	Пластидом	Хондриом	Пероксисомы	Липиды	Гиалоплазма	Вакуом
Astragalus alpinus	Ленинградская обл.	1980	$\frac{14.68}{0.45}$	$\frac{0.82}{0.05}$	$\frac{0.17}{0.02}$	$\frac{0.58}{0.009}$	9.73	$\frac{73.17}{0.50}$
		1979	$\frac{15.62}{0.52}$	$\frac{0.78}{0.05}$	$\frac{0.18}{0.03}$	$\frac{0.60}{0.01}$	9.00	$\frac{72.93}{0.90}$
	О. Врангеля	1980	$\frac{18.65}{0.63}$	$\frac{1.49}{0.06}$	$\frac{0.58}{0.03}$	$\frac{0.86}{0.008}$	14.12	$\frac{62.33}{0.11}$
		1979	$\frac{20.80}{0.65}$	$\frac{1.57}{0.06}$	$\frac{0.57}{0.03}$	$\frac{1.05}{0.01}$	13.10	$\frac{61.03}{0.70}$
Cardamine pratensis	Ленинградская обл.	1980	$\frac{13.78}{0.66}$	$\frac{0.33}{0.02}$	$\frac{0.06}{0.02}$	$\frac{0.06}{0.009}$	13.43	$\frac{71.50}{0.58}$
	О. Врангеля	1980	$\frac{24.13}{0.50}$	$\frac{0.91}{0.05}$	$\frac{0.10}{0.02}$	$\frac{0.97}{0.04}$	17.83	$\frac{54.50}{1.62}$
C. digitata	То же	1980	$\frac{27.77}{1.22}$	$\frac{1.11}{0.08}$	$\frac{0.13}{0.01}$	$\frac{1.52}{0.05}$	16.69	$\frac{50.80}{1.30}$
		1979	$\frac{26.29}{1.10}$	$\frac{0.88}{0.06}$	$\frac{0.12}{0.01}$	$\frac{1.12}{0.05}$	18.78	$\frac{50.87}{1.03}$
Poa pratensis	Ленинградская обл.	1980	$\frac{18.41}{0.62}$	$\frac{0.80}{0.08}$	$\frac{0.05}{0.02}$	$\frac{0.007}{0.003}$	8.48	$\frac{70.50}{1.29}$
	О. Врангеля	1980	$\frac{28.17}{0.69}$	$\frac{1.52}{0.10}$	$\frac{0.10}{0.02}$	$\frac{0.02}{0.007}$	22.05	$\frac{44.66}{0.80}$

него яруса колеблется от 5 до 7, листочка из средней части листа — 0.6—0.8 см. Однако толщина листовой пластинки почти в 2 раза больше, чем у растений ленинградской популяции (табл. 1, рис. 1, *А*, *Б*). Устьица расположены на обеих сторонах листа, причем на нижней стороне их в 2 раза меньше, чем на верхней (табл. 1). Мезофилл состоит из двух слоев палисадных клеток, одного как бы промежуточного и 4—5 слоев клеток губчатой ткани (рис. 1, *Б*).

Клетки палисадной ткани крупнее клеток растений Ленинградской обл. в 1.8 раза (табл. 1) и менее вакуолизированы (табл. 2). Хлоропласты крупные (табл. 4), часто имеют неправильную форму из-за большого числа выростов и инвагинаций, в которых нередко располагаются митохондрии (рис. 2, *Е*; 3, *А* — см. вклейку), пероксисомы и липидные капли. Тилакоидная система развита слабее и занимает менее 40% парциального объема стромы (табл. 3). Строма мелкозернистая, довольно плотная. Пластоглобулы и крахмальные зерна занимают больший парциальный объем по сравнению с пластидами клеток растений Ленинградской обл. (табл. 3). Хлоропласты растений арктической популяции располагаются компактнее, нередко налегая друг на друга (рис. 2, *Д*, показано стрелкой) и занимают больший парциальный объем, чем пластидом в клетках растений ленинградской популяции (табл. 2).

ТАБЛИЦА 3

Парциальные объемы структурных элементов хлоропластов *Astragalus alpinus*, %

Место сбора	Граны	Строма	Пластоглобулы	Крахмальные зерна
Ленинградская область	$\frac{56.11}{1.76}$	$\frac{39.38}{1.89}$	$\frac{2.80}{0.14}$	$\frac{1.69}{0.08}$
О. Врангеля	$\frac{38.64}{1.57}$	$\frac{48.54}{1.15}$	$\frac{3.92}{0.16}$	$\frac{8.86}{0.12}$

ТАБЛИЦА 4

Размеры хлоропластов и митохондрий, мкм

Вид	Место произрастания	Длина осей хлоропласта		Отношение поперечной оси хлоропласта к продольной	Длина осей митохондрий	
		продольная	поперечная		продольная	поперечная
Astragalus alpinus	Ленинградская обл.	$\frac{5.08}{0.10}$	$\frac{1.13}{0.02}$	0.22	$\frac{0.12}{0.02}$	$\frac{0.46}{0.01}$
	О. Врангеля	$\frac{5.30}{0.09}$	$\frac{1.83}{0.05}$	0.35	$\frac{0.92}{0.03}$	$\frac{0.53}{0.02}$
Cardamine pratensis	Ленинградская обл.	$\frac{5.25}{0.11}$	$\frac{1.67}{0.04}$	0.32	$\frac{0.57}{0.02}$	$\frac{0.42}{0.01}$
	О. Врангеля	$\frac{4.08}{0.06}$	$\frac{2.57}{0.07}$	0.63	$\frac{0.70}{0.03}$	$\frac{0.45}{0.03}$
C. digitata	То же	$\frac{5.17}{0.11}$	$\frac{2.82}{0.11}$	0.55	$\frac{0.77}{0.02}$	$\frac{0.56}{0.01}$
Poa pratensis	Ленинградская обл.	$\frac{4.10}{0.08}$	$\frac{1.56}{0.05}$	0.38	$\frac{0.75}{0.03}$	$\frac{0.47}{0.01}$
	О. Врангеля	$\frac{4.36}{0.07}$	$\frac{2.19}{0.06}$	0.50	$\frac{0.85}{0.02}$	$\frac{0.62}{0.01}$

Митохондрии на срезах овальные или удлиненные, в отдельных случаях они по длине соизмеримы с хлоропластами, имеют обычное для этих органелл строение. Размещаются митохондрии не только между хлоропластами или у их поверхности, обращенной к вакуоли, но и между пластидами и плазмалеммой. Достаточно часто они располагаются группами по 3—6, а иногда — и по 7—10 (рис. 3, *Г*). Подобные скопления не обнаружены в клетках растений умеренных широт. Соответственно у арктической популяции на 100 мкм^2 среза клетки насчитывается в 1.7 раза больше митохондрий (табл. 5), а разница в парциальном объеме еще больше (табл. 2). Возрастает и число митохондрий в пересчете на один хлоропласт (табл. 6).

Пероксисомы несколько крупнее, встречаются чаще (табл. 5), нередко образуя вместе с митохондриями скопления (рис. 3, *Б*). Их парциальный объем в 3 раза больше по сравнению с клетками растений ленинградской популяции (табл. 2).

Эндоплазматический ретикулум представлен двумя формами, гранулярная преобладает. В цитоплазме сравнительно часто выявляются как отдельные профили его цистерн, так и их скопления (рис. 3, *Г*). Диктиосомы встречаются гораздо чаще, чем у растений ленинградской популяции (табл. 5), но также обычно насчитывают 4—6 цистерн (рис. 3, *В*). В цитоплазме встречается большое число включений, видимо, липидного характера (рис. 2, *Д*). В гиалоплазме присутствует значительное количество рибосом, собранных в полисомы.

Cardamine pratensis, произрастающий в Ленинградской обл., имеет прямостоячий стебель, высота которого варьирует от 15 до 25, длина рахиса не превышает 3.5, листочка — 0.5—0.7 см, его толщина составляет около 160 мкм (табл. 1). Устьица расположены на обеих сторонах листа, причем на нижней стороне их почти в 2 раза больше (табл. 1). Мезофилл листа состоит из одного слоя палисадных клеток и 4—5 слоев округлых клеток губчатой ткани.

Хлоропласты средние по размерам (табл. 4), с хорошо развитой тилакоидной системой. В строме присутствуют мелкие крахмальные зерна. Пластиды нередко располагаются на значительном расстоянии друг от друга. Парциальный объем пластидома менее 14% (табл. 2).

Митохондрии имеют типичное строение, чаще они округлые и небольшие (табл. 4), в клетке обычно размещаются поодиночке. Парциальный объем хондриома всего 0.33% (табл. 2). В пересчете на один хлоропласт приходится менее

ТАБЛИЦА 5

Число органелл, приходящееся на 100 мкм^2 среза клетки

Вид	Место произрастания	Хлоропласты	Митохондрии	Пероксисомы	Диктиосомы
Astragalus alpinus	Ленинградская обл.	$\frac{3.1}{0.10}$	$\frac{2.4}{0.15}$	$\frac{0.3}{0.03}$	$\frac{0.07}{0.003}$
	О. Врангеля	$\frac{3.1}{0.07}$	$\frac{4.0}{0.16}$	$\frac{0.5}{0.04}$	$\frac{0.16}{0.002}$
Cardamine pratensis	Ленинградская обл.	$\frac{1.7}{0.09}$	$\frac{1.4}{0.07}$	$\frac{0.2}{0.05}$	$\frac{0.06}{0.003}$
	О. Врангеля	$\frac{3.0}{0.11}$	$\frac{3.3}{0.19}$	$\frac{0.3}{0.04}$	$\frac{0.20}{0.007}$
C. digitata	То же	$\frac{2.5}{0.13}$	$\frac{3.7}{0.18}$	$\frac{0.4}{0.02}$	$\frac{0.200}{0.002}$
Poa pratensis	Ленинградская обл.	$\frac{3.1}{0.12}$	$\frac{2.1}{0.11}$	$\frac{0.1}{0.02}$	$\frac{0.04}{0.002}$
	О. Врангеля	$\frac{4.8}{0.12}$	$\frac{4.5}{0.22}$	$\frac{0.4}{0.09}$	$\frac{0.13}{0.005}$

одной митохондрии (табл. 6). Пероксисомы имеют плотный мелкозернистый матрикс. Их парциальный объем очень мал (табл. 2). Эндоплазматический ретикулум и аппарат Гольджи развиты незначительно.

Cardamine pratensis, собранный на о. Врангеля, — низкорослое растение (8—12 см выс., длина рахиса 12—15, листочка — 0.3—0.5 см, листовая пластинка почти в 2 раза толще по сравнению с растениями ленинградской популяции — табл. 1). Так же, как и у экотипа умеренных широт, лист амфистоматический, однако у северных растений на верхней стороне листа устьиц в 1.6 раза больше, чем у растений Ленинградской обл. (табл. 1). Палисадная ткань включает 2 ряда клеток, губчатая — 4—5 рядов.

Палисадные клетки несколько крупнее, вакуоль в них занимает меньший парциальный объем, чем у растений Ленинградской обл. (табл. 1, 2). Хлоропласты нередко имеют выросты и инвагинации и по своей форме значительно отличаются от пластид растений умеренных широт: у северного экотипа продольная ось короче, а поперечная длиннее (табл. 4), т. е. на Севере они как бы утолщены. В строме пластид часто выявляются крупные крахмальные зерна. Располагаются хлоропласты, плотно примыкая друг к другу. Их число на 100 мкм^2 площади среза в 1.8 раза больше, примерно во столько же раз больше и парциальный объем пластидома клеток арктической популяции (табл. 2, 4).

Форма митохондрий в основном овальная, нередко удлиненная (табл. 4), матрикс мелкозернистый, система крист развита хорошо. Так же, как и у северной популяции *Astragalus alpinus*, митохондрии и пероксисомы достаточно часто располагаются группами. На одну пластиду приходится в 1.5 раза больше митохондрий, чем у экотипа умеренных широт (табл. 6), а парциальный объем хондриома почти в 3 раза выше (табл. 2).

Пероксисомы, как правило, овальные, встречаются чаще, их парциальный объем выше, нежели у растений Ленинградской обл. (табл. 2, 5). Эндоплазматический ретикулум включает агранулярные и гранулярные элементы с достаточно протяженными многочисленными цистернами. Аппарат Гольджи развит сравнительно хорошо и представлен более активной формой (табл. 5), чем в клетках растений умеренных широт. В цитоплазме в большом количестве выявляются липидные капли.

Cardamine digitata, произрастающий в условиях Крайнего Севера, — невысокое прямостоячее растение с мелкими листьями; по рассмотренным нами морфологическим и анатомическим параметрам растения этого вида близки растениям популяции *C. pratensis* о. Врангеля.

ТАБЛИЦА 6

Отношение числа органелл к числу хлоропластов

Вид	Место произрастания	Митохондрии	Пероксисомы
Astragalus alpinus	Ленинградская обл.	0.77	0.09
	О. Врангеля	1.29	0.16
Cardamine pratensis	Ленинградская обл.	0.82	0.11
	О. Врангеля	1.10	0.10
C. digitata	То же	1.48	0.16
Poa pratensis	Ленинградская обл.	0.68	0.03
	О. Врангеля	0.94	0.08

Строение клеток палисадной ткани *C. digitata* и арктической популяции *C. pratensis* во многом сходны, но есть и различия: у первого вида отмечается увеличение размеров клеток и органелл хлоропластов и митохондрий (табл. 1, 4) и соответственно — их парциальных объемов в клетке (табл. 2).

Poa pratensis, собранный в Ленинградской обл., имеет высокий прямостоячий стебель (59—95 см), длина листа 6—8 см, толщина листовой пластинки в межпучковой зоне около 140 мкм (табл. 1). Мезофилл не дифференцирован на палисадную и губчатую ткани. Основной объем клеток мезофилла занимает вакуоль с электроннопрозрачным содержимым. Ширина пристенного слоя цитоплазмы в основном определяется величиной поперечного сечения пластид, продольная ось которых почти в 3 раза длиннее поперечной (табл. 4). Тилакоидная система хлоропластов хорошо развита. В матриксе встречаются немногочисленные, различные по размерам пластоглобулы, крахмальные зерна отсутствуют. На 100 мкм^2 среза клетки насчитывается около 3 пластид (табл. 5).

Митохондрии имеют обычную структуру. Их парциальный объем не превышает 1%, в расчете на один хлоропласт приходится менее одной митохондрии (табл. 2, 6). Число и парциальный объем пероксисом еще меньше (табл. 2, 5). Эндоплазматический ретикулум развит слабо, диктиосомы исключительно редки, пузырьковый и трубчатый компоненты структуры практически отсутствуют.

Poa pratensis, произрастающий на о. Врангеля, имеет прямостоячий стебель (16—20 см выс.). Его листья у́же (0.2—0.3 см) и короче (2—5 см), чем у растений ленинградской популяции, а по толщине листа различий почти нет (табл. 1).

Клетки мезофилла этой популяции растений по своим размерам практически не отличаются от клеток растений экотипа умеренных широт (табл. 1), а парциальный объем вакуоли, которая заполнена электронноплотным содержимым, у северных растений в 1.5 раза меньше (табл. 2). В отличие от пластид растений Ленинградской обл. хлоропласты арктической популяции имеют ряд особенностей: они крупнее и на срезе клетки выглядят более округлыми из-за того, что продольная ось только в 2 раза длиннее поперечной, кроме этого, такую необычную форму им придают часто встречающиеся выросты и инвагинации. Располагаются пластиды компактно, их число и парциальный объем выше (табл. 2, 5). Митохондрии нередко размещаются группами; как численность, так и парциальные объемы этих органелл в клетках арктической популяции этого вида больше (табл. 2, 5). Однако по своему строению они практически не отличаются от митохондрий растений Ленинградской обл.

Отличительной особенностью клеток рассматриваемой популяции является присутствие в их цитоплазме множества включений, представляющих собой, по-видимому, белковые тела. Некоторые из них свободно располагаются в цитоплазме и имеют явно кристаллическую структуру, другие заключены в расширения цистерн эндоплазматического ретикулума и состоят из параллельных фибрилл (рис. 3, *Д*). Наиболее часто белковые включения выявляются возле ядер и в тяжах цитоплазмы, пересекающих вакуоль (табл. 2). Парциальный объем белка в клетках составляет менее 0.5%.

Таким образом, клетки мезофилла исследованных представителей флоры Крайнего Севера по субмикроскопическому строению существенно отличаются от клеток мезофилла растений, произрастающих в Ленинградской обл. Хлоропласты особей Крайнего Севера крупнее, имеют значительно большее число выростов и инвагинаций, в которых нередко располагаются митохондрии, что приводит к увеличению площади поверхностных контактов пластиды с цитоплазмой и митохондриями и естественно облегчает возможности обмена метаболитами. Аналогичные данные мы получили и по другим видам северных растений (Мирославов, Буболо, 1980). При этом бо́льшие размеры пластид обусловлены главным образом увеличением их поперечной оси, что в какой-то мере связано с наличием в строме крупных крахмальных зерен. Пластиды у арктических экотипов располагаются более компактно, поэтому они оказываются как бы сжатыми с боков (*Poa pratensis*) или даже могут налегать друг на друга (*Astragalus alpinus*). Их парциальный объем в клетке выше. Наиболее четкие различия по данному показателю у растений Крайнего Севера и Ленинградской обл. обнаруживаются у *P. pratensis* (примерно в 1.6 раза больше) и *Cardamine pratensis* (примерно в 1.8 раза), а у *A. alpinus* они менее выражены (в 1.3 раза). Следует также подчеркнуть, что у *P. pratensis* и *C. pratensis* повышенный парциальный объем пластидома обусловливается не только бо́льшими размерами хлоропластов, но и бо́льшим их числом на единицу объема клетки. У *A. alpinus* число пластид на единицу объема клетки примерно одинаково и различия в их парциальном объеме связаны только с разницей в размерах пластид.

Определенные различия наблюдаются и в строении митохондрий. У растений популяций Крайнего Севера по сравнению с растениями Ленинградской обл. они более вытянуты и по длине иногда почти такие же, как и хлоропласты *A. alpinus*. Парциальный объем хондриома у всех исследованных арктических видов значительно выше (приблизительно в 2—3 раза). Более высокое значение данного показателя обусловлено главным образом большей численностью митохондрий на единицу объема клетки. В связи с этим у растений Крайнего Севера и Ленинградской обл. выявляются существенные различия в соотношении численности митохондрий и хлоропластов. В клетках растений арктических популяций на один хлоропласт приходится в 1.5—2 раза больше митохондрий, чем в популяциях растений Ленинградской обл.

Пероксисомы, диктиосомы, элементы эндоплазматического ретикулума у растений экотипов Крайнего Севера также более многочисленны. Больше у них и липидных капель. Запасные белки, обнаруженные у *Poa pratensis*, встречаются только в клетках арктических растений.

Таким образом, при сравнительном анализе субмикроскопического строения клеток хлоренхимы листа близкородственных видов растений Крайнего Севера и умеренных широт мы выявили ряд отличительных особенностей строения, присущих арктическим растениям. Есть основания полагать, что они имеют приспособительное значение. Это в какой-то мере подтверждает и тот факт, что у *Cardamine digitata*, встречающегося только в Арктике, отличительные черты строения клеток мезофилла выражены даже сильнее, чем у *C. pratensis* с о. Врангеля. Так, например, у *C. pratensis*, собранного на о. Врангеля в 1980 г., парциальный объем хлоропластов примерно в 1.7 раза больше по сравнению с *C. pratensis*, произрастающим в Ленинградской обл., а при сравнении последнего с *C. digitata* эта разница возрастает в 2 раза. Сходные данные были получены и в 1979 г. (табл. 2).

Переходя к обсуждению адаптивного значения обнаруженных признаков, следует остановиться на некоторых физиологических особенностях растений Крайнего Севера. В работе Т. И. Ивановой и М. Д. Васьковского (1976), выполненной на 30 видах высших растений с о. Врангеля, относящихся к 17 семействам, показано, что их дыхательная способность в 2—3 раза выше, чем у растений зоны умеренного климата. Настоящее и ранее проведенное нами (Мирославов, Буболо, 1980) исследования показали, что клетки мезофилла растений о. Врангеля содержат значительно больше митохондрий по сравнению с растениями Ленинградской обл. Одним из путей адаптации организмов к пониженным температурам является увеличение содержания ферментов и органелл в клетках, что позволяет растениям и животным поддерживать достаточно высокий темп биохимических реакций, несмотря на торможение их скорости низкой температурой (Александров, 1975). Можно полагать, что высокая дыхательная способность видов Крайнего Севера обусловливается увеличением численности митохондрий в клетках.

Количественная стратегия, по-видимому, имеет значение и при адаптации фотосинтетической функции к климату Крайнего Севера. Было показано (Пьянков, 1980; Васьковский, 1983; Кислюк и др., 1983а, б), что у арктических видов интенсивность фотосинтеза выше, чем у бореальных видов. По нашим данным, парциальный объем пластидома в клетках растений высоких широт больше. Однако в данном случае количественная стратегия не всегда проявляется так четко, как при адаптации функции дыхания. Так, из трех изученных нами видов растений экотипы у двух из них (*C. pratensis* и *P. pratensis*) существенно различаются по парциальному объему пластидома, тогда как у экотипов *Astragalus alpinus* различия в парциальном объеме хлоропластов минимальны. По данным С. К. Назарова (1977, 1978), у растений из различных родов число пластид в клетках мезофилла изменяется по-разному с продвижением видов на север. Здесь же следует отметить, что у *A. alpinus* с о. Врангеля тилакоидная система менее развита по сравнению с экотипом умеренных широт, что может свидетельствовать о светолюбии северного экотипа. Уменьшение гранальности у пластид длительновегетирующих видов при высокой весенней освещенности по сравнению с летним периодом показано в работе И. Г. Лаверычевой (1983). На меньшее развитие гран у более светолюбивых видов указывают Ю. В. Гамалей, Г. В. Куликов (1978) и А. М. Силаева (1978).

И, наконец, адаптация функций, выполняемых пероксисомами, диктиосомами, эндоплазматическим ретикулумом, по всей вероятности, может идти также по линии количественной стратегии, так как в клетках экотипов Крайнего Севера эти органеллы развиты сильнее.

Большое количество липидных и белковых включений в цитоплазме арктических растений, рассмотренных выше и исследованных нами ранее (Мирославов, Буболо, 1980), возможно, является резервированием вещества, которое может быть использовано клеткой в метаболитических процессах в стрессовых ситуациях.

Следует также обратить внимание и на тот факт, что у *A. alpinus* и *C. pratensis*, произрастающих на о. Врангеля, лист значительно мельче, а листовая пластинка толще и клетки мезофилла крупнее, чем у растений этих видов из Ленинградской обл. У экотипов рода *Poa pratensis* такие различия не обнаружены. Согласно литературным данным (Дервиз-Соколова, 1981; Кислюк и др., 1983б), у северных растений наблюдается утолщение листовой пластинки. Т. Г. Дервиз-Соколова связывает этот факт со значительным объемом межклетников и увеличением размеров клеток у растений высоких широт. Полученные нами данные показывают, что утолщение листа происходит в результате укрупнения клеток и увеличения числа слоев мезофилла.

Кроме того, у *A. alpinus* и *C. pratensis* с о. Врангеля число устьиц на адаксиальной стороне листа больше по сравнению с абаксиальной и больше, чем у особей Ленинградской обл. По данным C. Lütz и W. Moser (1977), при увеличении толщины листовой пластинки наблюдается увеличение численности устьиц на адаксиальной стороне листа, что, по их мнению, должно способствовать улучшению газообмена утолщенных листьев. Вероятно, такое объяснение справедливо и для растений, исследованных нами.

Таким образом, растения Крайнего Севера обладают целым рядом особенностей субмикроскопического строения клеток и анатомии листа, способствующих поддержанию физиологических процессов на достаточно высоком уровне в условиях холодного климата.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Я. Клетки, макромолекулы и температура. Л.: Наука, 1975. 250 с. — *Балагурова Н. И., Дроздов С. Н., Тихова М. А., Сулимова Г. И.* Влияние низких положительных и отрицательных температур на ультраструктуру клеток листьев картофеля. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 8, с. 1156—1161. — *Балагурова Н. И., Тихова М. А., Сулимова Г. М.* Влияние холодового закаливания на ультраструктуру клеток *Festuca pratensis* Huds. — Тез. XI Всес. конф. по электронной микроскопии. М.: Наука, 1979, т. 2, с. 125. — *Василев-*

ская В. К. Анатомо-морфологические особенности растений холодных и жарких пустынь Средней Азии. — Учен. зап. ЛГУ, сер. биол., 1940, т. 14, № 62, с. 48—158. — *Васьковский М. Д.* Сравнение теплоустойчивости фотосинтеза растений некоторых арктических и бореальных видов. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 12, с. 1215—1220. — *Вихирева-Василькова В. В.* Морфолого-анатомические особенности растений арктической тундры Якутии. — В кн.: Приспособление растений Арктики к условиям среды. М.: Наука, 1966, с. 127—163. — *Вихирева-Василькова В. В.* Анатомическое строение листа некоторых арктических осок. — Бот. журн., 1972, т. 57, № 3, с. 373—381. — *Гамалей Ю. В., Куликов Г. В.* Развитие хлоренхимы листа. Л.: Наука, 1978. 191 с. — *Горышина Т. К., Лаверычева И. Г.* Об ультраструктуре хлоропластов в весенних и летних листьях двух травянистых видов лесостепной дубравы в связи с сезонной динамикой светового режима. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 3, с. 1150—1157. — *Дервиз-Соколова Т. Г.* Основные особенности анатомии листьев арктоальпийских и других психрофитов. — Биол. науки, 1981, № 6, с. 58—62. — *Иванова Т. И., Васьковский М. Д.* Дыхание растений о. Врангеля. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 3, с. 324—331. — *Кислюк И. М., Васьковский М. Д., Буболо Л. С., Палеева Т. В.* Влияние температуры на строение листьев *Carex lugens* (*Cyperaceae*), *Arctagrostis arundinacea* (Poaceae). — Бот. журн., 1983а, т. 68, № 10, с. 1325—1332. — *Кислюк И. М., Васьковский М. Д., Буболо Л. С., Палеева Т. В.* Интенсивность фотосинтеза и строение листьев некоторых растений арктической тундры. — В кн.: Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и водного режима растений в полевых условиях. Иркутск, 1983б, с. 65—71. — *Лаверычева И. Г.* Об ультраструктуре хлоропластов некоторых травянистых растений дубравы (ранневесенние эфемероиды и длительновегетирующие виды с сезонной сменой генерации листьев). — Бот. журн., 1983, т. 68, № 10, с. 1379—1385. — *Мирославов Е. А., Буболо Л. С.* Ультраструктура клеток хлоренхимы листа некоторых представителей флоры Крайнего Севера. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 11, с. 1523—1530. — *Назаров С. К.* Фотосинтез о. Вайгач. Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Свердловск, 1977. 27 с. — *Назаров С. К.* Структурно-функциональные особенности листа у трех экотипов *Rubus chamaemorus* L. — В кн.: Мезоструктура и функциональная активность синтетического аппарата. Свердловск: Изд-во УрГУ, 1978, с. 108—110. — *Пьянков В. И.* Анализ температурной зависимости фотосинтеза близкородственных видов растений арктических и умеренных широт. — Экология, 1980, № 3, с. 37—41. — *Силаева А. М.* Структура хлоропластов и факторы среды. Киев: Наук. думка, 1978. 202 с. — *Силаева А. М., Силаев А. В.* Методы анализа электронно-микроскопических изображений хлоропластов. — Физиол. и биохим. культ. раст., 1979, т. 11, № 6 с. 547—562. — *Lütz C., Moser W.* Beiträge zur Cytologia hochalipiner Pflanzen. I. Untersuchungen zur Ultrastruktur von *Ranunculus glacialis* L. — Flora, 1977, Bd 166, N 1, S. 21—34. — *Parkhurts D. F.* Stereological methods for measuring internal leaf structure variables. — Amer. J. Bot., 1982, vol. 69, N 1, p. 31—39. — *Pihakaski K.* Seasonal clanges in structure of mesophyll cells in subarctic *Diapensia lapponica* L. — Rep. Cevo Subarctic Res. Stat., 1981, vol. 17, p. 67—80.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 1 III 1984.

УДК 581.47 : 582.998

Бот. журн., т. 69, № 11

В. В. Черник

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ И СТРОЕНИЯ СЕМЯНОК *RHAPONTICUM CARTHAMOIDES* И *R. SCARIOSUM* (*ASTERACEAE*)

V. V. CHERNIK. THE DEVELOPMENTAL AND STRUCTURAL FEATURES OF ACHENES IN *RHAPONTICUM CARTHAMOIDES* AND *R. SCARIOSUM* (*ASTERACEAE*)

Изучены особенности развития и строения зародыша, перикарпия и спермодермы у двух видов рода *Rhaponticum*. Выявлены аномалии в развитии генеративных органов. Зародыши характеризуются высокой степенью морфологической и гистологической дифференциации. Перикарпий зрелого плода двухслойный: наружная эпидерма и слой толстостенных клеток наружной зоны паренхимы стенки завязи. Спермодерма трехслойная: палисадный слой, слой облитерированных клеток наружной зоны паренхимы интегумента и дериваты интегументального тапетума.

Род *Rhaponticum* Ludw. объединяет около 20 видов, распространенных главным образом в Евразии. На территории СССР произрастают 12 видов, из которых 8 — эндемики (Сосков, 1963, 1971). Наибольший практический интерес представляют *R. carthamoides* (Willd.) Iljin и *R. scariosum* Lam. Первый культивируется для лечебно-кормовых целей, выделяется высоким содержанием биологически активных веществ, второй — новое перспективное хозяйственно полезное растение, успешно интродуцированное в ЦБС АН БССР. Оба вида размножаются семенами. Особенности развития и анатомо-морфологического строения генеративных органов у видов рода *Rhaponticum* не изучены, хотя о других представителях сем. *Asteraceae* некоторые данные имеются как в зарубежной, так и в отечественной литературе (Савченко, 1949, 1952; Александров, Савченко, 1951; Мурадян, 1967; Перестова, 1970; Гочу, 1973; Беляева, Бойко, 1980, и др.).

Материал и методика

Материал был собран в ЦБС АН БССР в 1981—1983 гг. Для изучения развития генеративных органов использовали методику темпоральной фиксации, осуществляли также искусственное опыление растений. Основная масса исследований проведена на постоянных анатомических препаратах, приготовленных по общепринятой цитологической методике (Фурст, 1979; Паушева, 1980). Для фиксации материала использовали смесь Карнуа и 70%-ный этиловый спирт. Эмбриологические препараты окрашивали гематоксилином по Гейденгайну, анатомические — карболовым фуксином и пикроиндигокармином по Е. С. Аксенову (1967). Толщина срезов 10—15 мкм. Измерения осуществляли с помощью окуляра-микрометра МОВ-1-15, микрофотографии получены с помощью микроскопа МБИ-15, рисунки — с использованием рисовального аппарата РА-4.

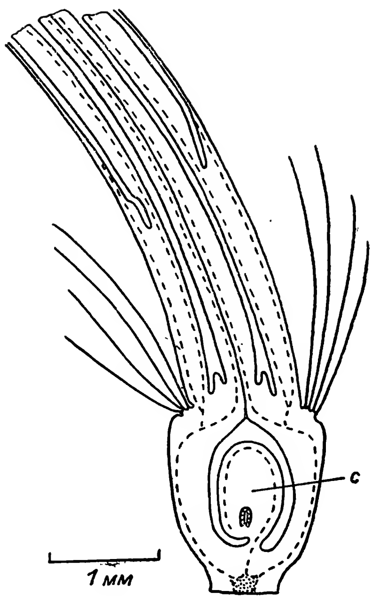
Результаты исследования и их обсуждение

Видам рода *Rhaponticum* свойственна анатропная, тенуинуцеллятная семяпочка с одним мощным интегументом (рис. 1). Клетки внутренней эпидермы интегумента еще на ранних стадиях развития семяпочки претерпевают структурные изменения и дифференцируются в интегументальный тапетум, характерный для большинства спайнолепестных, в том числе и для представителей астровых (Савченко, 1973). У видов рода *Rhaponticum* тапетум окружает зародышевый мешок уже в период его формирования, а после разрушения слаборазвитого нуцеллуса непосредственно прилегает к нему. Тапетальные клетки вытянуты в радиальном направлении, заполнены густой цитоплазмой с крупными ядрами, что свидетельствует об их активной жизнедеятельности (рис. 2, *1* — см. вклейку). Размеры клеток на стадии зрелого зародышевого мешка в радиальном направлении составляют в среднем 10 мкм.

Развитие зародышевого мешка у исследованных видов происходит без отклонений от нормы, по типу моноспорического 8-ядерного. Зрелые зародышевые мешки имеют три хорошо выраженных комплекса — яйцевой аппарат, центральную клетку, антиподы (рис. 2, *1*). В условиях ЦБС АН БССР зародышевые мешки *R. carthamoides* готовы к оплодотворению в середине первой декады июня при сумме положительных температур 750 — 870°, а у *R. scariosum* — только в конце июня—начале июля при сумме положительных температур 1070—1185 °С.

Установлено, что у *R. scariosum* и *R. carthamoides* рыльца жизнеспособны в течение 2 дней. На 3—4-й день после опыления рыльца буреют и подсыхают. Оплодотворение у *R. scariosum* наблюдается через 20—30 мин после нанесения пыльцы на рыльце. Пыльцевые трубки не исчезают после оплодотворения зародышевых мешков, а сохраняются некоторое время в них, синергиды дегенерируют. Через 2 ч после опыления в полости зародышевого мешка наблюдаются несколько ядер эндосперма. За первые сутки формируется многоклеточный проэбрио на подвеске. Через 3 дня зародыш значительно увеличивается в размерах, принимает шарообразную форму диаметром в среднем 45 мкм (рис. 2, *2*). С вычленением эмбриодермы заканчивается проэмбриональная фаза его развития. Наступает собственно эмбриональная фаза, характеризующаяся дальнейшим ростом зародыша, наружной и внутренней его дифференциацией. Через 6—7 сут после оплодотворения зародыш становится многоклеточным образованием грушевидной формы и достигает в длину в среднем 66 мкм (рис. 2, *3*). Спустя еще сутки начинаются процессы дифференциации зародыша. Заклады-

Рис. 1. Продольный разрез нижней части цветка *Rhaponticum scariosum*. (*с* — семяпочка).



ваются и развиваются семядоли, формируются зародышевый корень и апекс побега, вычленяется прокамбиальная система.

По периферии зародышевого мешка между ядрами эндосперма возникают клеточные перегородки. В этот период интегументальный тапетум в значительной степени дегенерирует. На 12—14-е сут развития зародыша, находящегося на стадии второй торпеды, семядоли составляют почти половину его длины (рис. 2, *4*). Эндосперм полностью становится целлюлярным. В течение 15—20 сут наблюдаются дальнейший бурный рост семядолей зародыша и постепенное вытеснение эндосперма. Эндосперм расходуется как питательная ткань. Зародыш *R. scariosum* достигает окончательных размеров обычно на 20-е сут после оплодотворения.

У *R. carthamoides* двойное оплодотворение происходит также в течение первых 20—30 мин после опыления. Через 2—3 ч уже прослеживается несколько ядер разделившегося первичного ядра эндосперма. Спустя 5 ч число ядер эндосперма значительно увеличивается. За первые сутки формируется многоклеточный проэмбрио с подвеском. Длина его 25, ширина — 11.3 мкм. Через 2—3 сут развивается шарообразный зародыш. На 3-и сут его диаметр достигает 42 мкм. Еще через день развивается многоклеточный зародыш грушевидной формы. Бугорки будущих семядолей намечаются на 6-е сут после опыления. Активный рост семядолей и формирование зародышевого корня происходят на 7—15 сут. По мере развития зародыша эндосперм расходуется. На 17-е сут зародыш достигает максимальной величины и состоит из 2 семядолей, расположенных параллельно, зародышевого корешка и почечки. Еще через две недели семена созревают полностью. В целом от момента весеннего отрастания до полного созревания семян в условиях ЦБС АН БССР проходит 65—75 дней, что свидетельствует о быстром и раннем завершении генеративных процессов. В связи с этим *R. carthamoides* с успехом может возделываться в районах с самым коротким летом.

У *R. scariosum*, как отмечено выше, генеративные процессы начинаются и протекают в более поздние сроки и при более высоких суммах положительных температур. К тому же темпы развития зародыша *R. carthamoides* несколько опережают таковые у *R. scariosum*: так, на 6-е сут у зародыша *R. carthamoides* начинают формироваться бугорки семядолей, а у *R. scariosum* иногда на 8-е сут наблюдается лишь недифференцированный многоклеточный зародыш грушевидной формы.

Важно отметить, что начальная стадия развития семени у обоих видов рода *Rhaponticum* характеризуется несколько замедленным ростом зародыша и бурным развитием эндосперма, который в течение первых 2 сут полностью заполняет полость зародышевого мешка.

Качество репродукционного материала во многом зависит от того, как протекают эмбриональные процессы (Поддубная-Арнольди, 1976; Левина, 1981, и др.). При исследовании семяпочек у обоих видов рода *Rhaponticum* иногда наблюдали дегенерацию одного из ядер зародышевого мешка на 2-ядерной стадии. Изредка прослеживается полное отсутствие элементов зрелого зародышевого мешка. В одних случаях это связано с недоразвитием семяпочки, что характерно в основном для цветков центральной части корзинки, в других, несмотря на внешне нормальные семяпочки, — полости зародышевых мешков также были пусты. Большинство таких семяпочек встречалось в центральных и реже в периферических цветках соцветия.

Дегенерация зародышевых мешков и семяпочек в целом у видов рода *Rha-*

ponticum в первую очередь обусловлена их асинхронным развитием в пределах корзинки. Первыми развиваются семяпочки в периферической части, при этом расходуется бóльшая часть питательных веществ и наблюдаются лишь отдельные случаи аномального развития. В отдельных цветках зародышевые мешки могут отмирать и вследствие недостаточного опыления. В центральной части соцветия в результате недостатка питательных веществ аномалии в развитии наблюдаются почти у половины заложившихся цветков, при этом дегенерируют или вовсе не развиваются зародышевые мешки, или недоразвивается вся семяпочка. У *R. carthamoides* отмечена также дегенерация зародыша на стадии проэмбрио.

У видов рода *Rhaponticum*, как и у некоторых других *Asteraceae* (*Helianthus*), *Solanaceae* (*Lycopersicon*, *Nicotiana*) (Cooper, Brink, 1945; Савченко, 1959, 1973, и др.), встречаются отклонения и в развитии интегументального тапетума — разрастание его в мощную многослойную ткань, особенно в халазальной части зародышевого мешка. Нередко в таких семяпочках происходят оплодотворение, деление первичного ядра эндосперма и остановка в его развитии на 2-ядерной стадии. Зигота при этом дегенерирует. Потеря жизнедеятельности элементами зародышевого мешка приводит к накоплению питательных веществ в клетках интегументального тапетума, являясь, вероятно, причиной их деления. Нарушения в развитии генеративных органов обусловливают невысокий процент выполненных семян (по данным рентгенографического исследования, — 46% у *R. scariosum*).

Стенка завязи исследованных видов рода *Rhaponticum* на ранних стадиях развития цветков представлена наружной и внутренней эпидермами и многослойной паренхимной тканью. На поздних фазах бутонизации, когда полностью сформирован зародышевый мешок, паренхима четко дифференцируется на две, примерно равные зоны: наружную и внутреннюю (рис. 3, *1* — см. вклейку). Зоны различаются по размерам, характеру содержимого клеток и наличию межклетников. Внутреннюю зону образуют более крупные паренхимные клетки, в которых можно видеть кристаллы щавелево-кислого кальция. Межклетники также очень большие. Наружная зона стенки завязи состоит из более мелких клеток, кристаллы в них отсутствуют, межклетники небольшие, клетки довольно плотно прилегают друг к другу. Примерно по средней линии наружной зоны располагаются проводящие пучки.

При дальнейшем развитии перикарпия у видов рода *Rhaponticum* происходит облитерация клеток внутренней зоны паренхимы стенки завязи. Наиболее интенсивно эти процессы протекают на начальных стадиях роста и дифференциации зародыша. В процессе развития плода облитерируется и внутренняя эпидерма. Перикарпий развивающихся плодов исследованных растений уже на 10-й день после опыления представлен только наружной эпидермой и слоем толстостенных паренхимных клеток наружной зоны (рис. 3, *4*). Паренхимные клетки сильно варьируют по размерам, при этом более мелкие из них обычно располагаются вокруг проводящих пучков и на границе со спермодермой. В дальнейшем клетки паренхимы подвергаются процессам склерификации (особенно интенсивно в период созревания семени). Наиболее мощные отложения лигнина характерны для клеток, окружающих проводящие пучки, где формируются сравнительно крупные участки механической ткани, представленные типичными склеренхимными клетками (рис. 4). Толщина их оболочек составляет в среднем 2.65 мкм.

Интенсивному одревеснению подвергаются также клетки паренхимы, граничащие с палисадным слоем спермодермы. Вторичные оболочки более крупных клеток, составляющих основную массу паренхимного слоя, одревесневают в меньшей степени. Неравномерное отложение лигнина обусловливает гетерогенность паренхимного слоя зрелого перикарпия у представителей рода *Rhaponticum*.

Утолщаются также стенки клеток эпидермы, особенно сильно — наружные тангентальные, до 5.4 мкм. При этом четко прослеживается концентрическая слоистость их строения. Снаружи плод покрывается мощной кутикулой толщиной 4.8—6.4 мкм. Толщина перикарпия зрелого плода в целом варьирует от 56 до 171 мкм у *R. scariosum* и от 45 до 157 мкм — у *R. carthamoides*. Пери-

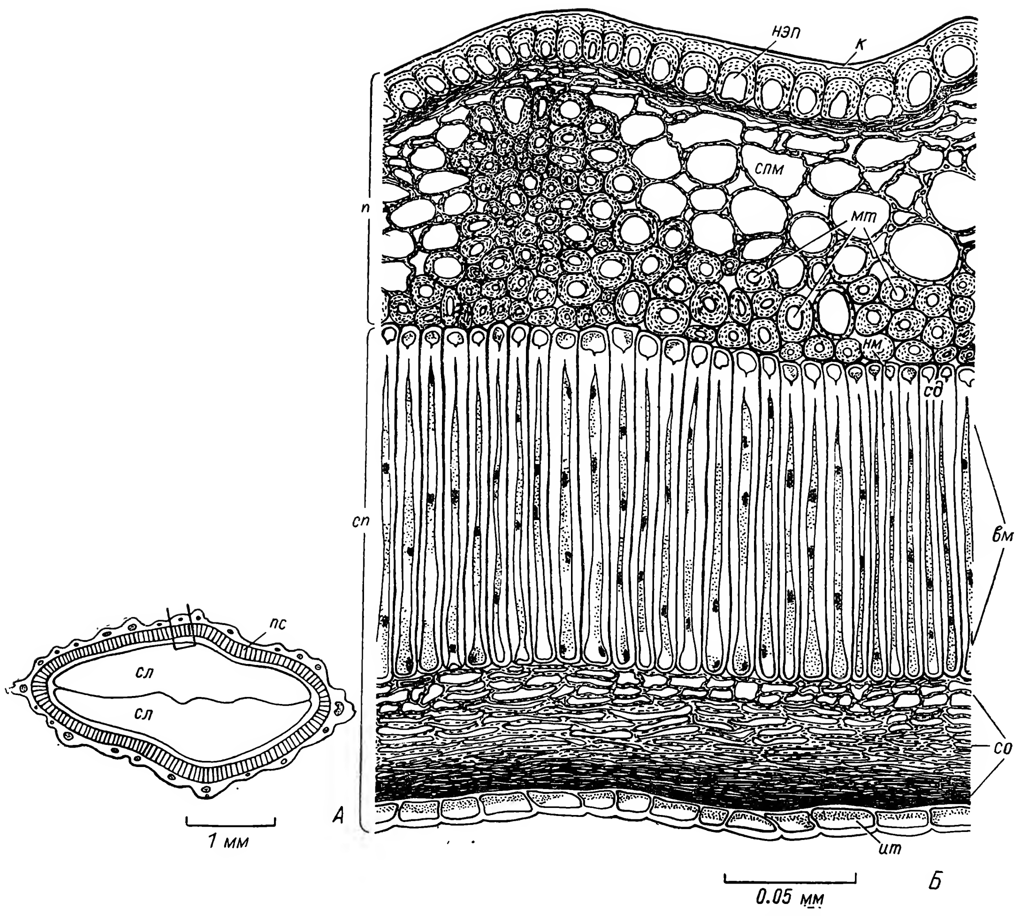


Рис. 4. Строение перикарпия и спермодермы зрелой семянки *Rhaponticum scariosum*.

А — общий вид поперечного среза, *Б* — фрагмент. *вм* — внутренняя, *нм* — наружная, *см* — средняя зоны макросклереид палисадного слоя; *к* — кутикула; *мт* — механическая ткань; *сд* — семядоли; *сп* — спермодерма; *спм* — склерифицированная паренхима; остальные обозначения те же, что и на рис. 3.

карпий толще в районах расположения крупных участков механической ткани вокруг проводящих пучков. За счет этого на поверхности плода образуются многочисленные слабо выраженные продольные ребра. Большую часть ребер занимает механическая ткань. Наиболее мощные ее тяжи располагаются по углам перикарпия (плод приобретает удлиненно-четырехгранную форму). Перикарпий на межреберных участках, представленных главным образом склерифицированной паренхимой и немногочисленными механическими клетками, граничащими со спермодермой, намного тоньше. Толщина клеток наружной эпидермы перикарпия примерно одинаковая у обоих видов и составляет в среднем 18 мкм.

В процессе развития семян видов рода *Rhaponticum* наблюдаются также процессы лизиса и облитерации тканей семяпочки. Толщина интегумента в средней части семяпочки достигает 350 мкм. Нуцеллус, наоборот, развит очень слабо и к моменту формирования зрелого зародышевого мешка почти полностью разрушается. Как и паренхима, покровы интегумента еще в процессе развития семяпочки претерпевают существенные структурные изменения. Как отмечено выше, наиболее рано дифференцируются клетки внутренней эпидермы, образующие интегументальный тапетум. У сформированных семяпочек тапетум чаще всего непосредственно прилегает к зародышевому мешку (рис. 3, *2*), поскольку нуцеллус к этому времени почти целиком разрушается. Процесс разрушения нуцеллуса наиболее интенсивно протекает в микропилярной части семяпочки, в халазальной — нередко сохраняются деформированные клетки нуцеллуса и тапетум прилегает к ним. Клетки интегументального тапетума дифференцируются по всей длине зародышевого мешка, за исключением микропиле, где синергиды выступают за его пределы. Ориентированные первоначально радиально, в процессе развития семени клетки тапетума слегка вытягиваются в тангентальном направлении и в зрелом плоде формируют внутренний однорядный слой спермодермы (рис. 4) толщиной в среднем 10.7 мкм у *R. scariosum* и 11.3 — у *R. carthamoides*. Клетки тапетума приобретают утолщенные неодревесневшие оболочки, при этом внутренние тангентальные оболочки толще наружных.

Паренхима интегумента развивающейся семяпочки образована мелкими округлыми клетками. Ближе к периферии паренхимного слоя проходит единственный пучок семяпочки (рис. 1; 3, *3*), почти полностью огибающий зародышевый мешок. Первоначально гомогенная по строению паренхима в дальнейшем четко дифференцируется на наружную и внутреннюю зоны. Процессы лизиса клеток внутренней зоны у исследованных видов *Rhaponticum*, как и у других представителей астровых (Васильев, Плиско, 1971; Misra, 1975, и др.), начинаются еще на ранних стадиях развития зародышевого мешка. Первоначально лизируются клетки, непосредственно прилегающие к интегументальному тапетуму. В дальнейшем этот процесс распространяется на наружные ряды клеток паренхимы внутренней зоны интегумента (рис. 3, *2*). Процессы лизиса внутренней зоны завершаются в основном ко времени образования зародыша стадии второй торпеды. Остатки паренхимы наружной зоны интегумента сохраняются и в зрелом семени, формируя слой облитерированных клеток зрелой спермодермы (рис. 4).

Основную роль в формировании покровов семени видов рода *Rhaponticum* играют дериваты наружной эпидермы интегумента, образующие палисадный слой спермодермы. Наружная эпидерма семяпочки в сформированном цветке (в фазе бутонизации) в отличие от внутренней (интегументального тапетума) дифференцирована более слабо (рис. 3, *2*); длина клеток наружной эпидермы в радиальном направлении достигает лишь половины длины клеток тапетума. Однако в дальнейшем они вытягиваются радиально и вскоре после оплодотворения достигают размеров клеток тапетума. Эпидермальные клетки характеризуются четким линейным расположением и содержат густую цитоплазму, что свидетельствует о высоком уровне процессов жизнедеятельности в них. В дальнейшем наступают еще более глубокие структурные изменения.

Благодаря интенсивному радиальному росту и мощному вторичному утолщению оболочек клетки наружной эпидермы превращаются в макросклереиды, которые формируют однорядный палисадный слой спермодермы (рис. 3, *4*, *5*). Толщина слоя достигает 132—146 мкм у *R. scariosum* и 127—142 — у *R. carthamoides*. В результате неравномерного отложения лигнина макросклереиды палисадного слоя четко разграничены на три зоны: наружную, среднюю и внутреннюю (рис. 4). В узкой (шириной 7—10 мкм) наружной зоне полость склереиды расширена, нередко сохраняются остатки содержимого; стенки сравнительно тонкие (1.1—1.4 мкм). В средней зоне (шириной 5—6 мкм) наблюдается наиболее интенсивное отложение лигнина, полость клетки здесь не прослеживается. Во внутренней зоне, составляющей в среднем 90% длины всей склереиды, оболочки умеренно толстые, полость клетки имеет вид узкого канала.

Как отмечено выше, зрелые семена видов рода *Rhaponticum* без эндосперма, он полностью расходуется на питание зародыша. Зрелые зародыши довольно крупные: 6.5—7.9 мм у *R. scariosum* и 5.2—6.1 — у *R. carthamoides*, четко дифференцированы на зародышевый корешок с корневым чехликом, гипокотиль, апекс побега и две небольшие семядоли с сильно разветвленной системой проводящих пучков. Несмотря на то что ось зародыша составляет лишь $^1/_5$ его длины, имеются прокамбиальный проводящий цилиндр и хорошо выраженная по всей длине сердцевина. Апекс побега выпуклой формы с двумя листовыми бугорками, 75 мкм дл. Мезофилл семядолей дифференцирован на губчатую и столбчатую паренхиму. Столбчатая паренхима 2—3-рядная. Толщина семядолей в средней части семени составляет в основном 675—775 мкм у *R. carthamoides* и 980—1150 — у *R. scariosum*.

Изолированные зародыши исследованных видов рода *Rhaponticum* развиваются нормально. Зеленая окраска появляется на третий день проращивания.

Высокой грунтовой всхожестью выделяются свежесобранные выполненные семена *R. carthamoides* (опыт проводили в условиях оранжереи). Однако после досушивания и длительного периода хранения наблюдается задержка прорастания, снижается способность семян к прорастанию в целом. В первую очередь это обусловлено уменьшением водопроницаемости покровов, особенно спермодермы. В полевых условиях семена видов рода *Rhaponticum* высевают как под зиму, так и рано весной. В наших опытах при осеннем посеве всхожесть семян *R. carthamoides* весной составила 44.3—58%, хотя она может достигать и 70—80% (Вавилов, Кондратьев, 1975). При ранневесеннем севе предварительное выдерживание семян в течение 2 месяцев во влажной среде при низких положительных температурах повышало их всхожесть и приводило к более раннему появлению всходов.

В целом можно заключить, что зародыши у обоих исследованных видов рода *Rhaponticum* хорошо развиты, характеризуются высокой степенью морфологической и гистологической дифференциации; у них отсутствует период внутрисеменного роста перед прорастанием. Стадии морфологической зрелости зародыши достигают на 17—20 сут после оплодотворения. Семена без эндосперма, и функцию запаса питательных веществ выполняют семядоли.

Неполноценность семян видов рода *Rhaponticum* обусловлена нарушениями в развитии генеративной сферы: дегенерацией одного из ядер и зародышевого мешка в целом. Имели место также случаи дегенерации семяпочек и зародышей на ранних стадиях развития и разрастания ткани интегументального тапетума.

Зрелый перикарпий представлен наружной эпидермой и слоем толстостенных клеток (по происхождению — паренхима наружной зоны стенки завязи). Внутренний слой перикарпия образован клетками механической ткани и склерифицированной паренхимы.

Спермодерма *Rhaponticum* 3-слойная, образована палисадным слоем (по происхождению — наружная эпидерма семяпочки), слоем облитерированных клеток наружной зоны паренхимы интегумента и дериватами интегументального тапетума.

ЛИТЕРАТУРА

Аксенов Е. С. Новый метод окрашивания растительных тканей для приготовления постоянных анатомических препаратов. — Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 1967, № 11, с. 125—126. — *Александров В. Г., Савченко М. И.* Об особенностях истории развития плода и семени в семействе сложноцветных. — Тр. БИН АН СССР, сер. 7, 1951, вып. 2, с. 5—98. — *Беляева Т. М., Бойко Э. В.* Морфолого-анатомическое строение семянок дальневосточных *Lactuca* s. l. (*Asteraceae*) в связи с их систематикой. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 3, с. 409—413. — *Вавилов П. П., Кондратьев А. А.* Новые кормовые культуры. М.: Россельхозиздат, 1975. 351 с. — *Васильев А. Е., Плиско М. А.* Электронно-микроскопические исследования интегументального тапетума и смежных тканей семязачатка у *Calendula officinalis* L. — Бот. журн., 1971, т. 56, № 3, с. 335—345. — *Гочу Д. И.* Об анатомии семянок некоторых видов *Centaurea*. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 2, с. 245—247. — *Левина Р. Е.* Репродуктивная биология семенных растений. М.: Наука, 1981. 94 с. — *Мурадян Л. Г.* Анатомическое строение семянок некоторых представителей подтрибы *Chrysanthеminae* (*Asteraceae*). — Биол. журн. Армении, 1967, т. 20, вып. 10, с. 82—91. — *Паушева З. П.* Практикум по цитологии растений. М.: Колос, 1980. 304 с. — *Перестова Т. А.* Морфолого-анатомическая характеристика перикарпия семянок диких видов *Helianthus*. — Бот. журн., 1970, т. 55, № 8, с. 1186—1190. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1976. 507 с. — *Савченко М. И.* Применение анатомо-морфологического анализа к выяснению положения рода *Brachanthemum* в семействе *Compositae*. — В кн.: Бот. материалы Гербария БИН АН СССР. Л.: Наука, 1949, т. 11, с. 201—207. — *Савченко М. И.* О некоторых морфологических особенностях развития соцветия сложноцветных (на примере видов рода *Taraxacum* L.). — Тр. БИН АН СССР, сер. 7, 1952, вып. 3, с. 48—87. — *Савченко М. И.* Об отклонениях в развитии семяпочек некоторых покрытосеменных растений. — Бот. журн., 1959, т. 44, № 6, с. 786—805. — *Савченко М. И.* Морфология семяпочки покрытосеменных растений. Л.: Наука, 1973. 110 с. — *Сосков Ю. Д.* Род *Rhaponticum* Adans. — В кн.: Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963, т. 28, с. 308—322. — *Сосков Ю. Д.* Новая номенклатурная комбинация и ряды в роде *Rhaponticum* Adans. — В кн.: Нов. сист. высш. раст. Л.: Наука, 1971, т. 8, с. 254—256. — *Фурст Г. Г.* Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. М.: Наука, 1979. 154 с. — *Cooper D. C., Brink R. A.* Seed collapse following matings between diploid and tetraploid races of *Lycopersicon pimpinellifolium*. — Genetics, 1945, vol. 30, N 3, p. 376—401. — *Misra S.* Seed coat and fruit wall of some *Compositae*. — Abstr. XII Intern. Bot. Congr. Leningrad: Nauka, 1975, p. 17.

Центральный ботанический сад АН БССР,
Минск.

Получено 29 VIII 1983.

УДК 581.84 : 561.47 (571.62) Бот. журн., т. 69, № 11

Н. И. Блохина

ДРЕВЕСИНА *LARICIOXYLON SHILKINAE* (*PINACEAE*) ИЗ ВЕРХНЕГО ОЛИГОЦЕНА БУХТЫ СИЗИМАН (ХАБАРОВСКИЙ КРАЙ)

N. I. BLOKHINA. THE WOOD OF *LARICIOXYLON SHILKINAE* (*PINACEAE*) FROM UPPER OLIGOCENE OF SIZIMAN BAY (KHABAROVSK REGION)

Описана древесина нового вида *Laricioxylon shilkinae* из верхнеолигоценовых отложений бухты Сизиман (Хабаровский край). Показано сходство ее с древесиной современных североамериканских видов — *Larix lyallii* и *L. occidentalis*.

Бухта Сизиман расположена в 200 км к северу от г. Советская Гавань (Хабаровский край). В северной части бухты в береговых обрывах обнажается туфогенно-осадочная толща позднеолигоценового возраста мощностью 30 м, содержащая листовую флору и окаменелую древесину (Блохина, 1982).

«Ископаемый лес» бухты Сизиман — одно из уникальных местонахождений древесин как по количеству экземпляров, частоте встречаемости, так и по их сохранности. Здесь выделены два типа ксилотафоценозов: 1) «пнёвый» горизонт, сохранившийся, вероятно, на месте произрастания, и 2) аллохтонные обломки древесин со следами обугливания.

Древесины (6 экземпляров), относящиеся к новому виду *Laricioxylon shilkinae*, происходят из туфогенного песчаника и принадлежат второму типу ксилотафоценоза. Обломки древесин окремнелые, от светло-серого до серовато-коричневого, местами темно-коричневого цвета, со смолистым жирным блеском и хорошо различимыми невооруженным глазом годичными слоями от 1—2 до 5—8 мм шир.

Находки нового вида встречены не только среди древесных остатков, но также в листовой флоре и в спорово-пыльцевых спектрах (Ахметьев, 1973).

Род *Laricioxylon* Greguss, 1967

Laricioxylon shilkinae Blokhina sp. nov.

(см. рисунок, *1—12* — вклейка)

Название вида — в честь ксилолога И. А. Шилкиной.

Голотип — БПИ ДВНЦ АН СССР, колл. 6, экз. № 577, ископаемая древесина; Хабаровский край, побережье Татарского пролива, бухта Сизиман, в 1 км севернее пос. Сизиман; верхний олигоцен.

Диагноз. Годичные слои отчетливые. Поровость радиальных стенок трахеид однорядная и двурядная, супротивная; имеются крассулы. На тангентальных стенках трахеид однорядные и двурядные более или менее супротивные поры; в поздней древесине — спиральная штриховатость. Древесинная паренхима с гладкими, реже — узелковыми (1—2 узелка) поперечными стенками. Лучи однорядные с двурядными участками до 2 слоев клеток. Высота лучей — 1—27 слоев клеток. Горизонтальные и тангентальные стенки лучей пористые. Лучевые трахеиды гладкостенные, краевые. Вертикальные смоляные ходы с 12—13 (15), горизонтальные — с 7—9 (11) толстостенными клетками эпителия, располагаются в дву- и трехрядных лучах с неравными однорядными окончаниями: короткое состоит из 2—8, длинное — из 4—15 слоев клеток. На полях перекреста 1—4 пицеоидные поры.

Описание. Годичные слои выражены отчетливо. Древесина состоит из трахеид, лучевых трахеид, лучевой и древесинной паренхимы и клеток эпителия смоляных ходов.

Трахеиды ранней древесины очень крупные, тонкостенные, широкопросветные, вытянутой радиально прямоугольной и многоугольной формы. Поровость радиальных стенок трахеид ранней древесины однорядная и двурядная (последняя преобладает). Однорядные поры крупные, занимают $^{1}/_{3}$—$^{1}/_{2}$ ширины стенки трахеиды, в основном округлые, реже слегка овальные, вытянутые горизонтально, с довольно крупным включенным отверстием, соответственно округлым и овальным, располагаются свободно и сближенно. Двурядные поры супротивные, округлые и слегка овальные, вытянутые горизонтально, с довольно крупным включенным отверстием, соответственно округлым и овальным, располагаются свободно по длине трахеиды, местами попарно сомкнуты горизонтально. Между двурядными порами наблюдаются крассулы, длина которых соответствует размерам пор. В поздней древесине поровость радиальных стенок трахеид только однорядная. Поры занимают почти всю ширину стенки трахеиды, округлой и слегка овальной вытянутой горизонтально формы, соответственно с округлым или слегка овальным включенным отверстием, располагаются свободно и сближенно. На тангентальных стенках трахеид обильные мелкие округлые поры, свободно расположенные, обычно однорядные, местами — двурядные более или менее супротивные (тангентальная поровость особенно хорошо сохранилась у экз. № 747) и тонкая спиральная штриховатость, лучше всего сохранившаяся у экз. № 748.

Древесинная паренхима с гладкими поперечными стенками, но иногда на них встречаются 1—2 узелка. Наилучшая сохранность древесинной паренхимы у экз. № 747 и 748.

Годичные слои широкие, местами до очень широких (у экз. № 562), преимущественно из ранней древесины; поздняя занимает около $^1/_3$, иногда $^1/_2$ годичного слоя. Переход от ранней древесины к поздней от сравнительно постепенного до резкого. Трахеиды поздней древесины значительно меньших размеров, округло-квадратные или уплощенные радиально (ближе к границе годичного слоя), с узкими, местами до щелевидных полостями.

Лучи довольно многочисленные, двух типов — линейные однорядные и многорядные с горизонтальными смоляными ходами. Однорядные лучи иногда с двурядными участками до 2 слоев клеток. Высота лучей 1—27, но чаще — в пределах 10—15 (20) слоев. Срединные клетки лучей обычно округло-квадратные и округлые, реже — вытянутые вдоль луча овальные и округло-прямоугольные; краевые — округло-треугольные, меньших размеров. Лучевые трахеиды краевые, с тонкими гладкими стенками.

На полях перекреста 1—4 пицеоидные поры. В краевых клетках ранней древесины обычно располагается 2—3 поры в одном горизонтальном ряду, в срединных, как правило, — 3 поры, беспорядочно размещенные, или 4 — в двух горизонтальных рядах. Поры в краевых клетках по форме иногда напоминают таксодиоидные, но не исключено, что такое внешнее сходство может быть вызвано плохой сохранностью материала. В поздней древесине на полях перекреста 1—2 пицеоидные поры, расположенные вертикально одна над другой.

Вертикальные смоляные ходы с 12—13 (15) толстостенными, часто разрушенными клетками эпителия, округлой и вытянутой радиально овальной формы, одиночные и в виде цепочки по 2—3 хода, располагаются в поздней древесине. Горизонтальные смоляные ходы с 7—9 толстостенными клетками эпителия находятся в дву- и трехрядных лучах с неравными однорядными окончаниями: короткое состоит из 2—8, длинное — из 4—15 слоев клеток.

Обоснование определения. Наличие нормальных вертикальных и горизонтальных смоляных ходов с толстостенными клетками эпителия, гладкостенных лучевых трахеид, древесинной паренхимы, двурядной супротивной поровости радиальных стенок трахеид, расположение горизонтальных смоляных ходов только в дву- и трехрядных лучах с неравными однорядными окончаниями позволяют отнести изученную древесину к формальному роду *Laricioxylon* Greguss, предложенному P. Greguss (1967) для ископаемых древесин хвойных с признаками строения современных *Larix*. Однако от описанного Greguss (1967) из верхнего миоцена Венгрии *Laricioxylon nogradense* Greguss исследованная древесина отличается несколько большей высотой лучей (до 27 слоев клеток), расположением горизонтальных смоляных ходов в лучах с неравными однорядными окончаниями, меньшим числом пор (до 4) на полях перекреста. Кроме того, Greguss в описании не указал число клеток эпителия, выстилающих смоляные ходы, рядность лучей, содержащих горизонтальные смоляные ходы, наличие тангентальной поровости на стенках трахеид.

Небольшим числом пор на полях перекреста и расположением горизонтальных смоляных ходов в дву- и трехрядных лучах изученная древесина напоминает *Laricioxylon sizimanicum* Blokhina, описанный нами (Блохина, 1979) из сизиманского местонахождения, и *L. rettikhovicum* Blokhina (Блохина, 1983) из нижнего—среднего миоцена Реттиховки (Приморский край). Тем не менее у первого вида иногда встречается до 5 пор на полях перекреста, выше лучи (до 36 слоев клеток), больше протяженность двурядных участков в них (до 9 слоев клеток), древесинная паренхима с узелковыми поперечными стенками, вертикальные смоляные ходы с 11—20, горизонтальные — с 7—8 толстостенными клетками эпителия. У реттиховской древесины на полях перекреста в одном горизонтальном ряду встречаются только 2 поры, 3 всегда расположены беспорядочно, тогда как у описанной здесь древесины в одном горизонтальном ряду располагается не только 2, но и 3 поры. К тому же у *L. rettikhovicum* древесинная паренхима с узелковыми поперечными стенками, вертикальные смоляные ходы с 9—12 толстостенными клетками эпителия, нет пор на тангентальных стенках трахеид.

С остальными ископаемыми видами рода *Laricioxylon* различия еще большие. Следовательно, данная древесина полностью не отождествима ни с одним из известных ископаемых видов рода *Laricioxylon*.

Из современных лиственниц описанная древесина напоминает древесину *Larix occidentalis* Nutt. Сходство наблюдается в высоте лучей, наличии тангентальной поровости стенок трахеид и спиральной штриховатости, характере стенок клеток древесинной паренхимы, расположении смоляных ходов в лучах с неравными однорядными окончаниями (примерно совпадает и число слоев клеток). Тем не менее у лиственницы западной до 6 пор на полях перекреста, при наличии двурядной на радиальных стенках трахеид преобладает однорядная поровость, вертикальные смоляные ходы с 8—10, горизонтальные — с 7—10 толстостенными клетками эпителия и горизонтальные смоляные ходы располагаются только в двурядных лучах.

Несколько больше общих черт анатомического строения у исследованной древесины с древесиной *Larix lyallii* Parl. Сходство отмечено в высоте и строении лучей, расположении горизонтальных смоляных ходов в лучах (двурядных и трехрядных) с неравными однорядными окончаниями (примерно совпадает и число слоев клеток), характере поперечных стенок клеток древесинной паренхимы, наличии тангентальной поровости стенок трахеид и спиральной штриховатости (в поздней древесине). Однако у лиственницы Лайэля большее число пор (до 6) на полях перекреста, при наличии двурядной преобладает однорядная поровость радиальных стенок трахеид, вертикальные смоляные ходы с 8—13, горизонтальные — с 5—12 толстостенными клетками эпителия.

Распространение. Верхний олигоцен; Хабаровский край, бухта Сизиман.

Материал. Колл. 6, экз. № 414, 460, 562, 577 — голотип, 747, 748.

По мнению В. Н. Сукачева (1924), *Larix occidentalis* и *L. lyallii* по таким морфологическим признакам, как величина шишек, большое число шишечных чешуй, сильное развитие кроющих чешуй, широкие закругленные семенные чешуи, двукилеватая хвоя с сильно развитой гиподермой и другим, наиболее архаичны среди ныне живущих видов лиственницы.

Ареалы этих видов ограничены влажными хвойными лесами на западе Северной Америки, в области, которую считают богатой третичными реликтами (Сукачев, 1924). *L. occidentalis* произрастает в Британской Колумбии (Канада) и штатах Вашингтон, Монтана, Айдахо (США). Встречается на высоте 600—1200 м над ур. м. в смешанных хвойных лесах с *Thuja plicata*, *Pseudotsuga douglasii*, *P. mucronata*, *Tsuga albertiana*, *Picea engelmannii*, *Abies grandis*; иногда образует чистые насаждения (Ostenfeld, Larsen, 1930).

Larix lyallii имеет два разорванных местообитания в горах Северной Америки — Скалистых и Каскадных. Растет на высоте 1200—2400 (3000) м над ур. м. в субальпийском поясе у верхней границы леса. Образует чистые насаждения или вместе с *Tsuga hookeriana*, *Picea engelmannii*, *Abies subalpina* — в смешанных хвойных лесах (Бобров, 1972).

Таким образом, географическое распространение свидетельствует в пользу происхождения этих двух видов от ветви, рано отделившейся от основного ствола лиственниц, — вывода, сделанного В. Н. Сукачевым (1924) на основании сравнительно-морфологического анализа строения шишек и хвои.

Среди ископаемых находок А. П. Васьковский (1959) описал шишку *Larix occidentalis* из нижнечетвертичных отложений бухты Ногаево. Однако, как указывал Е. Г. Бобров (1978), изображение ее плохое и полной уверенности в правильности определения нет. То же самое об этой находке пишут G. Wolfe и E. Leopold (1967). Эта шишка была обнаружена вместе с большим числом остатков западно-американских хвойных, среди которых были и такие, с которыми вид *L. occidentalis* ассоциирует сейчас. Таким образом, не исключено, что эта лиственница (или близкая к ней) в прошлом обитала на востоке Азии.

Из миоценовых отложений Мамонтовой горы и р. Омолоя П. И. Дорофеев (1969, 1972) описал шишку *L. omoloica* Dorof., которую он сопоставляет с современной *L. occidentalis*. Но и в этом случае Бобров (1978) считал, что изображения не дают достаточных оснований судить о ее видовой принадлежности. Тем не менее он не отрицал возможности произрастания на северо-востоке Сибири в миоцен—плиоцене лиственницы, близкой к современной *L. occidentalis*.

Другие находки лиственниц, сопоставимых с современными американскими видами *L. occidentalis* и тем более *L. lyallii*, в СССР нам не известны. Может быть, это вызвано тем, что остатки побегов лиственниц не всегда точно идентифицируются, а пыльца плохо сохраняется. Таким образом, находка древесины *Laricioxylon shilkinae*, сопоставимой с древесиной современных *Larix occidentalis* и *L. lyallii*, в какой-то мере подтверждает произрастание на Дальнем Востоке в палеоген—неогене лиственницы, близкой к современным североамериканским видам.

В Северной Америке лиственница, сходная с современной *L. occidentalis*, обнаружена в миоценовых отложениях штата Невада (Axelrod, 1976) среди остатков растений смешанного хвойного леса субальпийского пояса.

ЛИТЕРАТУРА

Ахметьев М. А. Палеоценовые и эоценовые флоры юга Дальнего Востока СССР и сопредельных стран и их стратиграфическое положение. — Сов. геология, 1973, № 7, с. 14—30. — *Блохина Н. И.* Древесины хвойных из миоценовых отложений Северо-Восточного Сихотэ-Алиня. — Палеонтол. журн., 1979, № 3, с. 141—144. — *Блохина Н. И.* Третичные древесины Дальнего Востока — структурный, палеоэкологический и стратиграфический анализ: Автореф. дис. . . . канд. геолого-минералог. наук. Владивосток, 1982. 20 с. — *Блохина Н. И.* Два вида хвойных из миоцена Реттиховки (Южное Приморье), установленных по углефицированной древесине. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 4, с. 463—468. — *Бобров Е. Г.* История и систематика лиственниц. — Комаровские чтения, т. 25. Л.: Наука, 1972. 96 с. — *Бобров Е. Г.* Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука, 1978. 188 с. — *Васьковский А. П.* Краткий очерк растительности, климата и хронологии четвертичного периода в верховьях рек Колымы и Индигирки и на северном побережье Охотского моря. — В кн.: Ледниковый период на территории Европейской части СССР и Сибири. М.: Наука, 1959, с. 510—556. — *Дорофеев П. И.* Миоценовая флора Мамонтовой горы на Алдане. Л.: Наука, 1969. 124 с. — *Дорофеев П. И.* Третичные флоры бассейна реки Омолоя. — В кн.: История флоры и растительности Евразии. Л.: Наука, 1972, с. 41—112. — *Сукачев В. Н.* К истории развития лиственниц. — В кн.: Лесное дело. Л.; М.: Изд-во Народного комиссариата земледелия, 1924, с. 12—44. — *Axelrod D. I.* History of the coniferous forests of California and Nevada. — Univ. Calif. Publ. Bot., 1976, vol. 70, p. 1—62. — *Greguss P.* Fossil Gymnospermen Woods in Hungary from the Permian to the Pliocene. Budapest: Akad. Kiado, 1967. 137 p. — *Ostenfeld C. H., Larsen C. S.* The species of the genus *Larix* and their geographical distribution. — Det. Kgl. Danske Videnskab. Selskab., Biologiske Meddelelser, 1930, vol. 9, N 2. 107 p. — *Wolfe J. A., Leopold E. B.* Neogene and early Quaternary vegetation of Northwestern North America and Northwestern Asia. — In: *Hopkins D. M.* The Bering Land Bridge. Standford, California: Standford Univ. Press, 1967, p. 193—206.

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 13 VI 1983.

УДК 581.522/524 Бот. журн., т. 69, № 11

Н. Н. Новожилова

СУТОЧНЫЙ РИТМ ЦВЕТЕНИЯ ВЫСОКОГОРНЫХ РАСТЕНИЙ ВОСТОЧНОГО ПАМИРА

N. N. NOVOZHILOVA. DAILY RHYTHM OF FLOWERING OF THE EAST PAMIR HIGH MOUNTAINOUS PLANTS

Излагаются материалы четырехлетних наблюдений за суточным ритмом цветения высокогорных растений Восточного Памира. Изучено 50 видов из 12 семейств, произрастающих в различных сообществах пустынь, лугов, подушечников, скал и осыпей на высотах 3860—4350 м над ур. м. Выделены группы растений по суточному ритму цветения, показаны экологические условия цветения.

Одним из важных аспектов изучения антэкологии является исследование суточной периодичности цветения, т. е. приуроченности массового раскрывания и пыления цветков к определенному времени суток. Суточная ритмика цветения высокогорных растений, как и их антэкология в целом, в настоящее время практически не изучены. В литературе встречаются лишь фрагментарные сведения, касающиеся суточной ритмики цветения растений Восточного Памира и Средней Азии. По данным Н. В. Кузьминой (1959, 1967), изученные ею виды злаков Памира (Мургабский р-н Горно-Бадахшанской автономной области ТаджССР, 3860 м над ур. м.) цветут в основном в позднеутренние, околополуденные и ранневечерние часы вне прямой зависимости от погодных условий суток. По сведениям Л. И. Носовой (1970, 1976, 1977, 1979а), в том же районе у эдификаторов растительных сообществ *Artemisia rhodantha* Rupr., *Gypsophila capituliflora* Rupr., *Acantholimon diapensioides* Boiss., *Ceratoides papposa* Botsch. et Ikonn. основная масса цветков распускается в утренние, предполуденные и дневные часы в тесной связи с погодными условиями. Для одного из доминантов — *Hordeum turkestanicum* Nevski — характерно взрывчатое и порционное цветение в послеполуденные часы (Носова, 1979б). Изучение цветения типчака *Festuca valesiaca* Gaudin в горах Средней Азии (Калеткина, Шаповалова, 1967) показало, что горным популяциям этого вида (Гиссарский хребет, 3380 м над ур. м.) свойственно растянутое дневное цветение. В том же географическом регионе, но на меньшей высоте (Рангон-Тау, 1600 м над ур. м.) эдификаторы крупнозлаковых сообществ — *Elytrigia trichophora* (Link) Nevski, *Dactylis glomerata* L., *Hordeum bulbosum* L. — обнаруживают обычный для злаков сжатый суточный ритм цветения (Бадритдинова, 1969).

Настоящее сообщение содержит сведения о суточной ритмике процесса цветения, полученные при изучении антэкологии высокогорных растений Восточного Памира.

Методика исследования

Наши исследования были проведены в 1969—1972 гг. в Мургабском р-не Горно-Бадахшанской автономной области ТаджССР на высотах 3860—4350 м над ур. м. Высокогорья Восточного Памира являются крайними условиями среды обитания для растений (Баранов, 1940). Район исследования характеризуется высокой инсоляцией, аридностью, низкими температурами, сильными ветрами. По многолетним данным гидрометеослужбы, в Мургабе на высоте 3640 м над ур. м. среднегодовые температуры воздуха колеблются от —1.0 до —4.3°: среднеянварская температура составляет —17.7, среднеиюльская —13.6. Среднегодовое количество осадков в Мургабе 97 мм. Среднегодовая относительная влажность воздуха — 40—44%.

Суточный ритм цветения мы проследили у 50 видов растений, относящихся к разным систематическим и фенологическим группам и являющихся типичными компонентами основных растительных сообществ (см. таблицу).

Использовалась общепринятая методика антэкологических исследований (Пономарев, 1960). Подсчет цветков, распустившихся в течение 1 ч, и вскрывшихся пыльников производили параллельно с измерением температуры, относительной влажности воздуха и освещенности на уровне цветков и соцветий. Температуру и относительную влажность воздуха измеряли психрометром Ассмана (большая модель), освещенность — люксметром Л-12. Число модельных особей подбирали с таким расчетом, чтобы за 1 ч можно было учесть несколько десятков пыльников у анемофилов и не менее десятка цветков у энтомофилов.

Результаты исследования

Описание суточной ритмики цветения отдельных видов мы приводим в антэкологических характеристиках соответствующих групп растений (Новожилова, 1972, 1974, 1975; Амосова, 1980, и др.). Обобщаются и обсуждаются полученные результаты. Количественные показатели сведены в таблице.

Суточный ритм распускания цветков. Все изученные виды по срокам массового цветения и рассеивания пыльцы можно разделить на утренние и дневные. Абсолютное большинство видов (72.9%) относится к утренним. В эту группу входят все анемофильные растения и большинство энтомофильных. Суточные пики цветения чаще всего наблюдаются в 9—11 ч. Это характерно для представителей розанных: *Potentilla pamirica* Th. Wolf, *P. pamiroalaica* Juz., *P. multifida* L., *P. multifidiformis* Ikonn., *P. virgata* Lehm., *P. malacotricha* Juz., *Pentaphylloides dryadanthoides* (Juz.) Soják, *Comarum salesovianum* (Steph.) Aschers. et Graebn.; горечавковых: *Gentiana karelinii* Griseb., *G. leucomelaena* Maxim., *Gentianella turkestanorum* (Gand.) Holub, *G. azurea* (Bunge) Holub, *Gentianopsis stricta* (Klotzsch) Ikonn., *Pleurogynella brachyanthera* (Clarke) Ikonn., *P. thomsonii* (Clarke) Ikonn., *Lomatogonium carinthiacum* (Wulf.) Reichenb.; сложноцветных: *Taraxacum leucanthum* (Ledeb.) Ledeb., *Artemisia pamirica* C. Winkl., *A. rutifolia* Steph. ex Spreng., *A. santolinifolia* (Pamp.) Turcz. ex Krasch.; лютиковых: *Ranunculus pseudohirculus* Schrenk, *Clematis tangutica* (Maxim.) Korsh.; парнолистниковых: *Zygophyllum obliquum* M. Pop., *Z. rosowii* Bunge; злаков: *Calamagrostis anthoxanthoides* (Munro) Regel; осоковых: *Carex melanantha* C. A. Mey.; губоцветных: *Dracocephalum paulsenii* Briq.; крестоцветных *Christolea crassifolia* Cambess.; первоцветных: *Primula macrophylla* D. Don, *P. pamirica* Fed.; норичниковых: *Pedicularis ludwigii* Regel; гераниевых: *Geranium himalayense* Klotzsch. В более раннее время — в 8—9 ч утра — раскрываются цветки некоторых горечавковых: *Gentianella pygmaea* (Regel et Schmalh.) H. Smith, *Comastoma falcatum* (Turcz.) Toyokuni и сложноцветных: *Leontopodium ochroleucum* Beauverd, *Ajania tibetica* (Hook. fil. et Thoms.) Tzvel. Типичным примером видов, цветущих в утренние часы, может служить *Artemisia rutifolia* (см. рисунок, *А*).

В дневные часы на Восточном Памире распускаются цветки осоковых, маревых и мотыльковых. Массовое пыление осоковых (*Carex stenophylloides* V. Krecz., *C. pseudofoetida* Kük., *C. orbicularis* Boott, *Kobresia capilliformis* Ivanova, *K. pamiroalaica* Ivanova, *K. stenocarpa* (Kar. et Kir.) Steud.) и маревых (*Ceratoides papposa* Botsch. et Ikonn.) происходит в 10—12 (13, 14) ч. Массовое распускание цветков у большинства мотыльковых (*Oxytropis immersa* (Baker ex Aitch.) Bunge ex B. Fedtsch., *O. tianschanica* Bunge, *Astragalus tibetanus* Benth. ex Bunge, *A. kuschakewiczii* B. Fedtsch., *Hedysarum minjanense* Rech. fil.) наблюдалось от 13 до 15 ч. У некоторых видов цветки распускались несколько позднее; так, у *Oxytropis pagobia* Bunge пик цветения приходится на 15—17, у *O. chiliophylla* Royle — на 16—18 ч. Дневной характер цветения можно видеть у *Oxytropis immersa* (см. рисунок, *Б*) и мн. др.

Неустойчивый суточный ритм распускания цветков отмечен у единственного вида *Swertia marginata* Schrenk. У растений этого вида цветки распускались в раннеутренние, вечерние и ночные часы. Распускание происходило с 6 до 24 ч с перерывом от 12 до 16. Пики цветения наблюдались в 1, 7, 18, 24 ч. Иногда вечерний пик был очень значительным, а ночной — сглаженным, в других случаях был ясно выражен утренний пик. Погодными условиями непосредственно нельзя объяснить изменения ритма цветения. Изучение нами другого вида этого рода — *Swertia iberica* Fisch. ex C. A. Mey. — на Западном Кавказе в 1981 г. дало аналогичные результаты. Суточный ритм цветения рода *Swertia* ввиду своей необычности нуждается в дальнейшем изучении. Подобную неустойчивость суточ-

Суточный ритм и метеорологические условия распускания цветков растений Восточного Памира

Фенологическая группа[1]	Вид[2]	Суточный ритм распускания цветков			Метеорологические условия в период распускания цветков								
					температура, °C			относительная влажность воздуха, %			освещенность, тыс. лк		
		общий период распускания цветков в течение суток, ч	период массового распускания цветков в течение суток, ч	время суточного пика цветения	минимальная	оптимальная	максимальная	минимальная	оптимальная	максимальная	минимальная	оптимальная	максимальная
	Гемикриофитный пояс, высота 3860—4100 м над ур. м.												
	Луга[3]												
Растения ускоренного развития (раннецветущие)	*Carex stenophylloides*	14	1—2	11—12	—2.0	10—15	15.0	27	35—50	60	30	34—40	40
	C. pseudofoetida	11	2—3	12	—2.0	12—14	20.7	22	30—50	95	11	35—45	40
	Kobresia capilliformis	4—7	1—5	12	5.4	10—13	15.0	30	45—50	70	20	25—40	41
	K. stenocarpa	5—7	1—5	14	5.0	12—15	15.0	26	30—50	56	17	20—40	40
	K. pamiroalaica	7	1—5	13	—1.4	10—13	14.2	26	30—50	70	20	20—30	30
Растения умеренного развития (средних сроков зацветания)	*Carex orbicularis*	4	3	11—13	6.0	15	17.2	33	33—54	60	15	25—40	40
	Taraxacum leucanthum	5	1—2	9—10	8.0	8—15	15.0	29	30	40	15	20—30	35
	Astragalus tibetanus	11	4—7	13—15	12.0	18—24	24.0	20	20—23	25	10	30	35
	A. kuschakewiczii	10	4	13—15	12.4	18—20	26.2	27	20—30	32	13	35—40	40
	Oxytropis pagobia	12	4—5	15—17	12.0	22—24	24.6	20	20—24	24	10	30	35
	Подушечники												
	Hedysarum minjanense	9	2—3	14	9.8	14—25	25.6	33	40—68	70	15	27—48	48
	Oxytropis tianschanica	10	5	15	14.0	18—20	22.0	22	20—24	26	12	20—25	45
	O. chiliophylla	12	4—7	16—18	10.2	14—21	21.6	26	24—40	40	12	30—40	45
	Пустыни												
	Ceratoides papposa	9	1	11—14	12.2	15—20	26.6	27	30—40	70	20	20—40	45
	Скалы и осыпи												
	Artemisia pamirica	3	1—2	9—11	12.2	14—20	20.0	41	40—50	70	30	35—45	45
	Луга												
Растения длительного	*Gentiana karelinii*	2—4	1	9—10	6.8	12—15	19.6	47	60	84	7	30—40	50

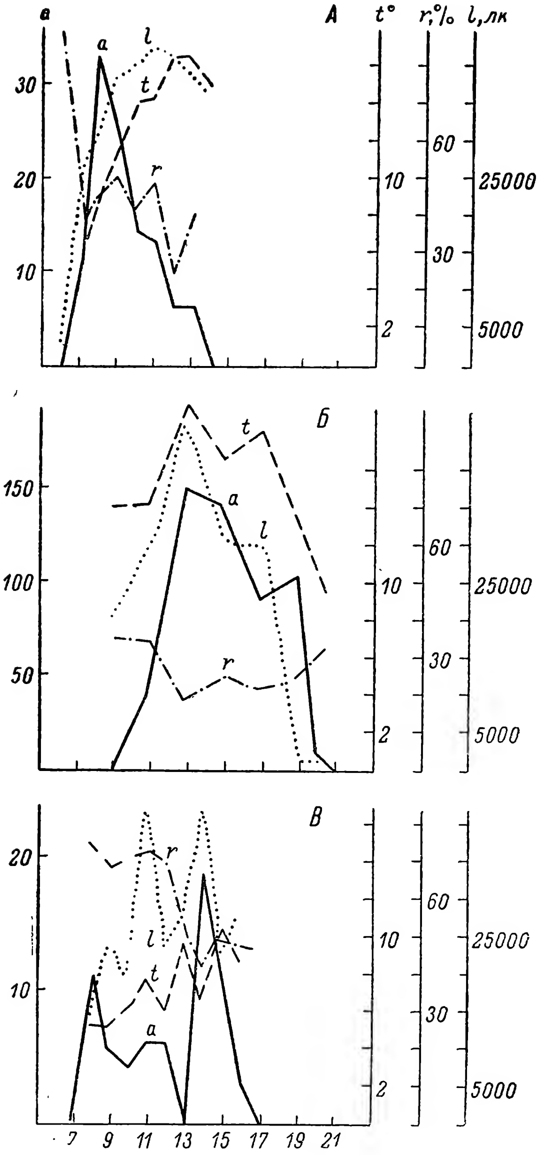
развития (позднецветущие)	*G. leucomelaena*	2—4	1	10	8.4	10—14	23.6	43	50—60	84	12	30—40	45
	Gentianella pygmaea	1	1	8—9	5.6	12—18	19.6	51	60	84	10	20—40	45
	G. turkestanorum	1—2	1	9—10	10.0	12—17	18.7	53	60	70	20	20—40	45
	Gentianopsis stricta	1	1	9—10	10.0	12—15	15.6	49	60	77	28	35—40	45
	Pleurogynella thomsonii	1	1	9	12.3	12—17	17.5	55	60	83	10	30—42	45
	P. brachyanthera	1	1	8—9	7.1	12—17	17.5	50	60—70	84	10	30—40	45
	Lomatogonium carinthiacum	2—3	1—2	9—10	7.0	10	12.0	27	30—40	40	25	25	38
	Скалы и осыпи												
	Artemisia rutifolia	8—9	2	8—11	2.7	6—10	10.0	40	50—70	91	4	25—40	43
	A. santolinifolia	3	3	11	0.4	10—12	16.4	24	40—70	92	2	30—45	43
	Эукриофитный пояс, высота 4200—4350 м над ур. м.												
	Луга												
Растения умеренного развития (средних сроков зацветания)	*Primula macrophylla*	—	—	9—11 (15)	4.0	4—10	13.0	40	40—50	50	15	25—30	35
	Carex melanantha	5	1—3	10—11	7.0	10—15	19.0	30	40—50	50	20	25—30	30
	Swertia marginata	7—8	6—7	7, 18, 24	0.4	1—5	24.8	26	50—70	82	0	0.1	45
	Calamagrostis anthoxanthoides	1—2	1	9—10	4.0	14—20	22.0	33	50	68	5	36—38	42
	Подушечники												
	Potentilla pamirica	4	1	9—11	6.8	12—14	22.2	45	50—70	72	18	40	45
	Oxytropis immersa	10—12	7—8	13—15	6.0	17—20	25.0	18	20—40	40	1	30—40	40
	Dracocephalum paulsenii	6	3	9—10 13—14	4.4	8—11	11.2	20	20—30	40	14	25—30	37
	Скалы и осыпи												
	Pentaphylloides dryadanthoides	7	3	11	11.1	16—18	22.1	43	44—65	65	12	25—40	45
	Comarum salesovianum	—	—	9—11	8.0	10—13	15.0	20	20—30	40	20	25—30	35
	Луга												
Растения длительного развития (позднецветущие)	*Comastoma falcatum*	1—2	1	8—9	3.0	7—15	18.4	44	44—62	70	3	26—38	42
	Gentianella azurea	1	1	9	8.0	8—10	12.0	53	70	88	20	30	40
	Пустыни												
	Ajania tibetica	6—7	1—2	8—10	5.8	13	21.9	44	50—70	92	10	25—40	45

---

[1] Фенологические группы приведены по А. П. Степенко (1966, 1967 и др.).

[2] Названия растений даны по С. С. Иконникову (1963, 1979) с учетом изменений по С. К. Черепанову (1981). В таблице приведены наиболее полно изученные виды.

[3] Виды растений отнесены к определенному типу растительности в соответствии с работами К. В. Станюковича (1949 и др.).



Суточный ритм цветения *Artemisia rutifolia* 12 VIII 1971 (*А*) и 11 VIII 1971 (*В*) и *Oxytropis immersa* 28 VII 1972 (*Б*).

По оси абсцисс: — часы суток; *по оси ординат:* *a* — число распустившихся цветков; *t* — температура, °С; *r* — относительная влажность воздуха, %; *l* — освещенность, лк.

ного ритма отмечала З. Г. Беспалова (1978а) для группы растений сухих горных степей Монголии.

Из наблюдений следует, что виды ряда родов (*Carex*, *Kobresia*, *Artemisia*, *Gentiana*, *Potentilla*, *Oxytropis* и др.) и целые семейства (*Cyperaceae*, *Asteraceae*, *Gentianaceae*, *Rosaceae* и др.) на Восточном Памире имеют сходный (утренний, дневной и т. п.) суточный ритм цветения. Аналогичное явление отмечено у растений пустынных степей Центрального Казахстана (Демьянова, 1976). Суточный ритм цветения растений Восточного Памира в основном сходен с ритмом представителей тех же родов в других географических районах. Так, в утренние и предполуденные часы цветут лапчатки в Липецкой обл. (Кузнецова, 1972); в утренние и дневные часы — в тундрах Верхней Индигирки (Тихменев, Тихменева, 1978). Утреннее цветение характерно для осок широколиственных лесов (Антонова, 1972), лесостепного Зауралья, Полярного Урала (Пономарев, Подосенова, 1974). Так же как на Восточном Памире, в утренние часы пылят цветки полыней в Центральном Казахстане (Беспалова, 1964), в лесостепном Зауралье (Пономарев, Лыкова, 1966). Дневное распускание свойственно мотыльковым не только на Восточном Памире, но и во всех других изученных районах — в тундре (Шамурин, 1958, 1966; Шамурин, Тихменев, 1971; Кайгородова, 1975), лесостепном Зауралье (Пономарев и др., 1978) и т. д.

Массовое распускание цветков и рассеивание пыльцы в позднеутренние и околополуденные часы сближают растения Восточного Памира с растениями тундр (Шамурин, 1958, 1966; Кайгородова, 1975; Тихменев, 1976, и др.). Это, по-видимому, связано с дефицитом тепла в высокогорьях и тундре.

Закрывание цветков. Среди изученных видов 15 (30% от общего числа) являются гемерантами, т. е. имеют цветки, закрывающиеся на ночь. К этой группе относятся горечавковые: *Gentiana karelinii*, *G. leucomelaena*, *Gentianella pygmaea*, *G. azurea*, *G. turkestanorum*, *Gentianopsis stricta*, *Comastoma falcatum*, *Lomatogonium carinthiacum*; розанные: *Potentilla pamirica*, *P. pamiroalaica*, *P. virgata*, *P. malacotricha*, *P. multifida*, *P. multifidiformis*, *P. moorcroftii*. Закрывание венчиков у горечавковых происходит в 14—15 или 16—17 ч, у розанных — в 18—20, у *Taraxacum leucanthum* — в 14—15 ч. Интересно, что у 6 из 7 изученных нами видов лапчаток цветки закрываются на ночь, а у одного вида — *Potentilla moorcroftii* — нет. Именно этот вид С. С. Иконников (1979) по морфологическим признакам переводит в род *Schistophyllidium*. Два вида горечавковых — *Pleurogynella brachyanthera*, *P. thomsonii* — являются эфемерогемерантами, длительность жизни их цветков равна одним суткам.

Экологические условия цветения. Особенности суточного ритма цветения позволяют растениям Восточного Памира избегать воздействия особо неблагоприятных условий на распускающиеся цветки. Так, для изученных видов не характерно распускание цветков в холодные вечерние, ночные и раннеутренние часы. Массовое распускание цветков происходит на фоне значительного повышения температуры и падения относительной влажности воздуха. У самых ранних весенних видов — представителей родов *Carex*, *Kobresia* — цветки распускаются в более поздние часы суток, чем у летнецветущих. Интересно, что на Восточном Памире нет четких температурных границ, в пределах которых происходит распускание цветков разных фенологических групп, как это отмечено, например, в тундрах Полярного Урала (Кайгородова, 1975).

По нашим данным, массовое распускание цветков в течение суток происходит при сходных температурах у растений разных фенологических групп и даже на разных высотах в диапазоне 3860—4350 м над ур. м. (см. таблицу).Так, при температуре 10—15° распускаются цветки растений ранневесенней группы гемикриофитного пояса, летней и позднелетней группы эукриофитного пояса. Близкие показатели (10—12°) характерны для позднелетней группы гемикриофитного пояса. При высокой температуре (12—20°) происходит цветение растений летней группы гемикриофитного пояса. Большинство видов растений — осоковые, горечавковые, сложноцветные — массово цвело при умеренной температуре воздуха — 10—14°. В самое теплое время суток при температуре 22—26° распускались цветки мотыльковых. Наиболее низкие пороговые температуры цветения отмечены у видов родов *Carex* (—2°), *Kobresia* (—1.4°) и у *Swertia* (0.4°). У этих же видов, а также у ряда других — *Artemisia rutifolia*, *A. santolinifolia*, *Primula macrophylla* — распускание цветков возможно при выпадении осадков в виде снежной крупы, однако температура воздуха на уровне цветков при этом может быть положительной (до 5—8°). Наиболее низкая относительная влажность воздуха (20—30%) отмечена при массовом распускании цветков мотыльковых, самая высокая (60—70%) — у горечавковых. Суточные пики цветения осоковых наблюдались при относительной влажности воздуха 30—50, сложноцветных — 40—70%. Освещенность при массовом распускании цветков абсолютного большинства видов составляла 20—40 тыс. лк, лишь у *Swertia marginata* цветки распускались в темноте или полумраке (100 лк). Колебания освещенности, по нашим наблюдениям, не играли заметной роли в суточном ритме распускания. Исключение составляли горечавковые, у которых при резком падении освещенности цветки закрывались. Ведущим экологическим фактором в распускании цветков растений Восточного Памира, по-видимому, так же как и в тундре (Шамурин, 1966; Шамурин, Тихменев, 1971; Кайгородова, 1975, и др.), служит температура воздуха. Такого же мнения придерживается Носова (1979а).

В целом распускание цветков на Памире может происходить в гораздо более разнообразных условиях, чем указано выше. Наиболее широкий диапазон погодных условий отмечен при цветении ранневесенних и позднелетних растений с растянутым суточным ритмом. Так, например, у *Carex stenophylloides* распускание цветков в течение суток происходило при температуре воздуха от —2 до 22°, относительной влажности воздуха 22—95%, освещенности 11—40 тыс. лк. Температурные пределы цветения растений на Восточном Памире близки к таковым в Арктике и Субарктике — они выше, чем у растений бухты Тикси и о. Врангеля (Шамурин, 1966; Тихменев, 1976), но ниже, чем в тундрах Полярного Урала (Кайгородова, 1975). Пороговые температуры распускания на Восточном Памире оказались ниже, чем в Арктике. Неблагоприятные погодные условия заметно влияют на суточный ритм цветения. Выпадение снежной крупы и соответствующее резкое падение температуры, освещенности, возрастание влажности снижают интенсивность распускания или совсем его прекращают. Распускание могло сдвигаться на более поздние часы, носить растянутый и прерывистый характер. Примером подобных нарушений служит суточный ритм *Artemisia rutifolia*, наблюдаемый нами 11 VIII 1971 (см. рисунок, *В*), когда из-за снежной мглы с бураном (между 10 и 11 ч) суточный пик цветения наблюдался не в 10 ч, как обычно, а в 14. Наиболее чувствительны к изменениям погоды горечавковые. Колебания температуры, освещенности, влажности вызывают у них почти мгновенное апериодическое закрывание и раскрывание цветков. Это же отмечал В. Ф. Шамурин (1966) в бухте Тикси.

Влияние погодных условий на суточный ритм цветения в условиях высокогорий проявляется и по-другому. У растений одного и того же вида в прохладную погоду распускание цветков на большей высоте происходит на 1—1.5 ч позднее, чем на меньшей. Это явление мы наблюдали при сравнительном изучении *Carex pseudofoetida*, *C. stenophylloides*, *C. orbicularis*, *Kobresia capilliformis* на высотах 3860—4100 м над ур. м., а также *Carex melanantha* и *Potentilla pamirica* на высотах 4100—4350 и др. Аналогичные выводы о лабильности суточного ритма и его адаптационном значении сделала Носова (1976, 1979а, б) в отношении некоторых других видов растений Восточного Памира. Изменение суточного ритма цветения под влиянием погодно-климатических условий известно и для ряда других районов с суровым климатом, например тундр (Шамурин, 1958, 1966; Кайгородова, 1975; Тихменев, 1976, и др.), сухих горных степей Монголии (Беспалова, 1978а, б) и др.

Таким образом, у растений Восточного Памира существует определенный суточный ритм цветения; по этому признаку изученные виды делятся на утренние и дневные; у одного вида отмечен неустойчивый ритм распускания цветков; для трети видов характерно закрывание цветков на ночь. Массовое распускание цветков и рассеивание пыльцы большинства видов происходят в позднеутренние и околополуденные часы. Под влиянием неблагоприятных погодных условий суточный ритм цветения может в определенных пределах сдвигаться на более поздние часы, носить растянутый или прерывистый характер. Ведущим экологическим фактором в распускании цветков является температура воздуха. Суточный ритм цветения, обеспечивающий массовое распускание цветков в сравнительно благоприятное, теплое время суток, представляет собой несомненную адаптацию растений Восточного Памира к эффективному опылению в суровых условиях среды.

ЛИТЕРАТУРА

Амосова Н. Н. Экология опыления некоторых видов осок Восточного Памира. — В кн.: Экология опыления. Пермь: Перм. ун-т, 1980, вып. 5, с. 120—133. — *Антонова Л. А.* Сезонная и суточная ритмика цветения растений широколиственного леса. — Экология, 1972, № 4, с. 73—79. — *Бадритдинова Р. С.* Экология цветения и семенная продуктивность некоторых эдификаторов крупнозлаковой полусаванны. — Изв. АН ТаджССР. Отд-ние биол. наук, 1969, № 1 (34), с. 35—43. — *Баранов П. А.* Проблема крайних условий среды в решении вопросов освоения новых территорий. — В кн.: Растение и среда. М.; Л.: Мысль, 1940, т. 1, с. 93—126. — *Беспалова З. Г.* Цветение и плодоношение некоторых полыней Центрального Казахстана. — Бот. журн., 1964, т. 49, № 2, с. 223—229. — *Беспалова З. Г.* О цветении злаков сухих степей Монголии. — Проблемы освоения пустынь, Ашхабад, 1978а, № 1, с. 52—55. — *Беспалова З. Г.* Особенности цветения и плодоношения степных и пустынных растений Северной Гоби. — В кн.: Биол. ресурсы и природн. условия МНР. Л.: Наука, 1978б, т. 5, с. 54—65. — *Демьянова Е. И.* К антэкологии растений пустынных степей Центрального Казахстана. — В кн.: Экология опыления. Пермь: Перм. ун-т, 1976, вып. 2, с. 63—78. — *Демьянова Е. И., Зубенина Н. А.* К экологии цветения и опыления терескена серого *Ceratoides papposa* Botsch. — В кн.: Экология опыления. Пермь: Перм. ун-т, 1978, вып. 3, с. 51—56. — *Иконников С. С.* Определитель растений Памира. Душанбе: Дониш, 1963. 282 с. — *Иконников С. С.* Определитель высших растений Бадахшана. Л.: Наука, 1979. 400 с. — *Кайгородова М. С.* Суточный ритм распускания цветков энтомофильных растений Полярного Урала. — В кн.: Экология опыления. Пермь: Перм. ун-т, 1975, вып. 1, с. 43—56. — *Калеткина Н. Г., Шаповалова Т. Н.* К экологии цветения и семенной продуктивности типчака в условиях Гиссарского высокогорья. — Изв. АН ТаджССР. Отд-ние биол. наук, 1967, № 4 (29), с. 99—101. — *Кузнецова В. Т.* К экологии опыления реликтового растения лапчатки донской (*Potentilla tanaitica* Zing.). — В кн.: Охрана и рациональное использование природных ресурсов Центрально-черноземной полосы. Воронеж: Воронеж. ун-т, 1972, с. 83—85. — *Кузьмина Н. В.* Ячменно-клинелимусовые гибриды на Памире. Душанбе: Дониш, 1959. 79 с. — *Кузьмина Н. В.* К биологии цветения памирских злаков. — В кн.: Растительность и растениеводческое освоение Памира. Душанбе: Дониш, 1967, т. 1, с. 22—31. — *Новожилова Н. Н.* Цветение и опыление эдификатора высокогорных пустынь аянии тибетской (*Ajania tibetica* (Hook. f. et Thoms) Tzvel). — ДАН ТаджССР, 1972, т. 15, № 10, с. 59—61. — *Новожилова Н. Н.* Цветение и опыление кобрезий Восточного Памира. — Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 1974, № 10, с. 63—67. — *Новожилова Н. Н.* Антэкология горечавковых Восточного Памира. — В кн.: Экология опыления. Пермь: Перм. ун-т, 1975, вып. 1, с. 99—108. — *Носова Л. И.* О семенной продуктивности *Artemisia rhodantha* Rupr. на Восточном Памире. — В кн.: Природные условия и реконструкция растительности Памира. Душанбе: Дониш, 1970, с. 107—121. — *Носова Л. И.* Цветение и плодоношение *Artemisia rhodantha* Rupr. — доминанта высокогорных пустынь. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 2, с. 226—234. — *Носова Л. И.* Особенности цветения терескена на Памире. — Экология, 1977, № 4, с. 16—21. — *Носова Л. И.* Особенности цветения и формирования семян в ценопопуляциях подушковидных растений Памира. — Бот. журн., 1979а, т. 64, № 11, с. 1582—1599. — *Носова Л. И.* Цветение и семенная продуктивность в ценопопуляциях ячменя туркестанского (*Hordeum turkestanicum*) на Памире. — В кн.: Проблемы ботаники. Новосибирск: Наука, 1979б, т. 14, с. 100—108. — *Пономарев А. Н.* Изучение цветения и опыления растений. — В кн.: Полевая геоботаника. Л.: Изд-во АН СССР, 1960, т. 2, с. 9—19. — *Пономарев А. Н., Лыкова Е. И.* О цветении и опылении полыней. — Учен. зап. Перм. ун-та, Биология. Пермь: Перм. ун-т, 1966, т. 130, с. 46—60. — *Пономарев А. Н., Подосенова Т. И.* Суточная ритмика цветения и опыления осоковых и ситниковых. — Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 1974, № 8, с. 58—64. — *Пономарев А. Н., Демьянова Е. И., Лыков В. А.* К антэкологии некоторых бобовых луговой и разнотравно-ковыльной степи — В кн.: Экология опыления. Пермь: Перм. ун-т, 1978, вып. 3, с. 23—30. — *Станюкович К. В.* Растительный покров Восточного Памира. М.: Географгиз, 1949. 159 с. — *Стешенко А. П.* Особенности фенологических наблюдений в различных зонах СССР. Высокогорья Памира. — В кн.: Методы фенологических наблюдений при ботанических исследованиях. М.: Наука, 1966, с. 84—96. — *Стешенко А. П.* Особенности сезонного ритма роста и развития растений предельных высот произрастания на Памире. — В кн.: Растительность и растениеводческое освоение Памира. Душанбе: Дониш, 1967, т. 1, с. 170—203. — *Тихменев Е. А.* Антэкология растений острова Врангеля. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 2, с. 164—176. — *Тихменев Е. А., Тихменева И. Б.* О цветении и опылении некоторых растений степных сообществ бассейна Верхней Индигирки. — В кн.: Экология опыления. Пермь: Перм. ун-т, 1978, вып. 3, с. 31—37. — *Шамурин В. Ф.* О суточном ритме и экологии цветения некоторых арктических растений. — Бот. журн., 1958, т. 43, № 8, с. 548—557. — *Шамурин В. Ф.* Сезонный ритм и экология цветения растений тундровых сообществ на севере Якутии. — В кн.: Приспособления растений Арктики к условиям среды. М.; Л.: Наука, 1966, с. 5—125. — *Шамурин В. Ф., Тихменев Е. А.* Цветение и плодоношение бобовых (*Leguminosae*) и норичниковых (*Scrophulariaceae*) на острове Врангеля. — Бот. журн., 1971, т. 56, № 3, с. 403—413. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Пермский государственный университет.

Получено 12 I 1982.

УДК 581.524 (571.651) Бот. журн., т. 69, № 11

Е. Ю. Слинченкова

КРИОФИТНО-СТЕПНЫЕ СООБЩЕСТВА СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ Р. АМГУЭМЫ (ПЕРЕШЕЕК ЧУКОТСКОГО ПОЛУОСТРОВА)

E. YU. SLINCHENKOVA. CRYOPHYTIC-STEPPE COMMUNITIES IN THE MIDDLE REACHES OF THE AMGUEMA RIVER (THE ISTHMUS OF THE CHUKCHI PENINSULA)

Рассматриваются местообитания криофитно-степных сообществ в среднем течении р. Амгуэмы (перешеек Чукотского п-ова). Приводится сводный список 22 описаний. Показано, что по набору видов сосудистых растений данная совокупность описаний не делится на группы, что объясняется наличием флористического ядра из константных и верных видов. Сравнение тех же сообществ с учетом проективного покрытия каждого вида позволяет провести предварительную классификацию, элементарные выделы которой легко интерпретируются как различные комбинации доминантов.

Экстразональной степной растительности Северо-Востока СССР посвящено много работ, подробный перечень которых приводится в недавно опубликованной сводке Б. А. Юрцева (1981).

В континентальном секторе Чукотской тундры особый интерес представляют степные сообщества (СС) среднего течения р. Амгуэмы; это северо-восточный предел распространения СС в Азии.

С 8 по 24 VIII 1979 г. в составе одного из отрядов Полярной экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР автор изучала эти сообщества под руководством Юрцева. Исследования проводили в основном на высоких левобережных террасах долины р. Амгуэмы вблизи моста через нее. Этот район входит в подзону северных гипоарктических тундр; во флористическом отношении он выделен в Амгуэмский переходный округ Чукотской провинции (Юрцев и др., 1978).

СС обнаружены в верхней и средней выпуклой частях южных склонов высоких аккумулятивных террас, в пределах вложенных в эти террасы озерных котловин, а также на верхних частях крутых южных склонов высокой левобережной террасы, подмываемой рекой, реже — на гребнях и вершинах останцовых выступов террасы, на закрепленных участках щебнистых южных склонов одиночных сопок (обособленных отрогов Иультинского горного массива); на южных склонах высоких холмов конечно-моренной гряды и даже на сухом участке высокой поймы ручья Врезанного (в приустьевой части каньонообразной долины).

Достаточно регулярное распространение СС в данном районе объясняется, по-видимому, повышенной встречаемостью здесь нужных для них местообитаний и некоторыми континентальными чертами местного климата, о которых можно судить по данным метеостанции Амгуэма («Справочник по климату СССР», 1966): средняя температура января —26, июля — +9.9 °С; средняя годовая сумма осадков 237 мм. Кроме того, засушливость местоположений СС в пределах Чукотской тундры увеличивается благодаря ряду факторов (Юрцев, 1981): сдуванию снега с верхних участков южных склонов зимними ветрами, сильному дренажу почвы, значительному нагреванию поверхности южных склонов летом.

В районе исследования встречено несколько достаточно крупных участков на южных склонах высоких террас и низких гор, где степная растительность представлена различными сообществами и играет значительную (в ряде случаев доминирующую) роль в структуре покрова. Бо́льшая часть описаний СС (16 из 22) была привязана именно к таким участкам, остальные сделаны выборочно.

В качестве примера охарактеризована растительность первого, самого большого участка, где было сделано 7 описаний. Фотография участка помещена в книге Юрцева (1981; рис. 11 на с. 53). Этот участок расположен на высоком крутом (30°) склоне рыхлой песчано-галечной террасы, обращенной к котловине озера, высота склона около 50, протяженность поперек склона — 50—55 м. В верхней половине — $^2/_3$ — склона, на более выпуклой его части, начиная с узкого гребня вершины, можно выделить контур с преобладанием СС. В самой верхней, наиболее сухой, малоснежной, обдуваемой части массива преобладают варианты разнотравно-осочково-злаковых СС (№ 8, 9, 10)[1] с довольно низким разреженным ярусом трав и значительным участием в покрове корковых лишайников и *Selaginella sibirica*. Доминируют в них *Festuca auriculata*×*F. lenensis*,[2] *Poa glauca* s. l.[3] Ниже, в слегка вогнутой, лучше увлажненной, менее открытой ветрам части того же склона их сменяют варианты разнотравно-злаково-осочковых СС (№ 11, 12) с доминированием *Carex rupestris*, *C. obtusata*, *C. supina* subsp. *spaniocarpa*, иногда с примесью *Kobresia myosuroides*; *Festuca auriculata*×*F. lenensis* также обильна. В средней части того же склона, но при перегибе его к неглубокому распадку (юго-восточная экспозиция) появляются варианты злаково-осочковых СС с полукустарничками (№ 13, 14) с доминированием *Festuca auriculata*×*F. lenensis*, *Carex obtusata*, *C. supina* subsp. *spaniocarpa*, *Dracocephalum palmatum*, *Thymus oxyodontus* (на несколько эродированных участках). В нижней части склона над пологим перегибом к его шлейфу встречены варианты осочково-разнотравно-злаковых (№ 18) СС, переходные к суходольным луговинам с доминированием *Festuca altaica*.

За верхним перегибом склона и узким сухим гребнем, на полого наклоненной к северу обширной поверхности террасы СС замещаются щебнистой дриадовой тундрой с примесью арктоальпийских (*Diapensia obovata*, *Salix phlebophylla*) и гипоарктических (*Arctous alpina*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *Rhododendron parvifolium*) кустарничков, сменяемой по понижениям и ложбинам кустарничковой тундрой с господством *Arctous alpina* и примесью других кустарничков.

---

[1] В скобках приведены номера описаний сообществ (см. таблицу).

[2] По данным Е. Б. Алексеева (устное сообщение), определившего типчаки из изучаемых СС, в них абсолютно преобладают растения с переходными признаками между степным видом *Festuca lenensis* и арктоальпийским *F. auriculata*, что свидетельствует об интрогрессивной гибридизации между ними.

[3] По устному сообщению Н. С. Пробатовой, большинство собранных образцов *Poa glauca* s. l. также представляет гибридогенный таксон *P. arctostepporum* Jurtz. et Probat. (гибрид между *P. glauca* и степным *P. botryoides*).

В нижней части склона СС также сменяются кустарничковыми тундрами с господством *Empetrum subholarcticum*, примесью *Ledum decumbens*, *Salix sphenophylla*, *Betula exilis*. По неглубоким ложбинам они иногда достигают края плато террасы. В полосе перехода от подножия к шлейфу склона вороничники с фрагментами низких зарослей *Salix krylovii* сменяются ерниково-пестрокустарничковыми тундрами с *Carex lugens* и далее на шлейфе — кустарничково-кочкарнопушицевыми с господством *Eriophorum vaginatum*, *Betula exilis*, *Salix pulchra* и осоково-пушицевыми болотами.

Второй участок, где сделано три описания (№ 15—17), представляет собой несколько обособленную правую часть юго-восточного склона той же крутой песчано-галечной террасы. СС здесь занимают останцовый гребень и верхнюю треть склона. Их видовой состав и распределение сходны с таковыми на первом участке. Существенно выделяются разнотравно-осочково-злаковые (№ 15, 17) СС с доминированием, помимо указанных на первом участке видов, *Helictotrichon krylovii* и присутствием *Potentilla anachoretica*, они приурочены к верхней, самой сухой части склона. В средней части склона выражен террасовидный уступ, краевая часть которого занята разнотравно-осочковым СС (№ 16).

Кратко остановимся на местоположении СС остальных описаний. Описания № 19—21, 30[4] сделаны в нижней трети крутого (35°) южного склона невысокой горы. Здесь сланцы и алевролиты, слагающие гору, перемешаны с более грубым каменистым материалом; СС чередуются с контурами остепненных дриадовых тундр, щебнистых гипоаркто-кустарничковых тундр.

Описания № 26 и 29 сделаны в верхней четверти крутого юго-восточного склона высокой аккумулятивной террасы левого берега р. Амгуэмы. Средняя и нижняя части высокого берегового склона, подмываемого рекой, покрыта крупными контурами ивняка из *Salix glauca* и *S. krylovii*, чередующимися на эродированных участках с песчано-галечными осыпями, сериальными СС и тундровыми группировками. Плато террасы занято остепненными вериантами ивнячково-дриадовых тундр с участками Kobresieta, сходные сообщества, сухие зоогенные луговины и кустарничковые тундры (в депрессиях) чередуются с СС и в верхней (наиболее сухой, зимой — самой малоснежной) части берегового склона. Отсюда описаны варианты злаково-осочкового (№ 29) и осочково-злакового (№ 26) СС с доминированием *Festuca auriculata*×*F. lenensis* и *Carex rupestris*.

Описание № 23 — злаково(*Poa glauca* s. l.)-осочковое (*Carex obtusata*) СС — расположено в верхней части юго-западного склона каньона ручья Врезанного; № 24 — разнотравно(*Arenaria capillaris*)-осочковое (*Carex supina* subsp. *spaniocarpa*) СС — на высокой сухой пойме ручья Врезанного; № 25 — осочково-разнотравное (*Potentilla arenosa*) СС — на юго-восточном склоне берегового обрыва р. Амгуэмы, в верхней, выпуклой, наиболее открытой части склона; № 31 — разнотравно-осочковое (*Carex supina* subsp. *spaniocarpa*) СС — ниже устья ручья Врезанного, в верхней части южного склона, несколько прикрытого с севера; № 32 — разнотравно(*Potentilla anachoretica*)-злаково (*Festuca auriculata*×*F. lenensis*)-осочковое (*Carex obtusata*, *C. supina* subsp. *spaniocarpa*) с полукустарничками (*Dracocephalum palmatum*, *Artemisia kruhsiana*) — на южном склоне останцового выступа левобережной террасы р. Амгуэмы.

Из всех встреченных в данном районе СС удалось подробно описать 22 фитоценоза. Их видовой состав приведен в таблице. Всего в этих сообществах отмечено 75 видов цветковых, 18 видов мхов[5] и 46 видов лишайников.

Классификация СС, обнаруженных в районе исследования, затруднена в связи с малой площадью контуров конкретных фитоценозов, их разобщенно-

---

[4] Описания № 30—32 сделаны Юрцевым.

[5] Пользуюсь случаем выразить искреннюю признательность О. М. Афониной за определение собранных нами мхов и И. И. Макаровой — за определение лишайников.

Видовой состав степных сообществ среднего течения р. Амгуэмы

Вид	Константность, %	Верность, баллы	Покрытие (%) сосудистых и присутствие (*) мхов и лишайников																					
			номер описания																					
			8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	23	24	25	26	29	30	31	32
Кустарнички																								
Dryas punctata Juz.	9	1		*											*									
Salix sphenophylla A. Skvorts.	9	1	*												5									
Злаки																								
Agrostis vinealis Schreb. subsp. *kudoi* (Honda) Tzvel.	18	2				*					*						*						*	
Bromus arcticus Shear	14	2									*									5	*			
B. pumpellianus Scribn.	18	2											*	*			8							*
Calamagrostis purpurascens R. Br.	22	4—5								*			*							*	*			*
Festuca altaica Trin.	14	1							*		*		15											
F. auriculata Drob.×*F. lenensis* Drob.	100	3	5	10	30	10	10	10	5	5	*	5	10	10	5	3	2	*	*	20	10	15	*	20
Helictotrichon dahuricum (Kom.) Kitag.	4	2														*								
H. krylovii (Pavl.) Henrard	22	4—5								20		10			15	10						35		
Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult.	22	1	*	*		*					*					*								
Poa arctostepporum Jurtz. et Probat.	100	4—5	10	30	*	*	5	10	*	*	*	*	5	5	20	10	20	5	*	5	10	*	3	5
P. malacantha Kom.	4	1															*							
Осоковидные																								
Kobresia myosuroides (Vill.) Fiori et Paol.	14	2				40									10			*						
Luzula nivalis (Laest.) Spreng.	14	1				*					*										5			
Carex obtusata Liljebl.	82	4—5	1	8	5	*	10	10	10	2	30	10	2	20	5	10	80		5			7		30
C. rupestris Bell. ex All.	64	2	3	2	2	10	10	2	*		45	5	*	5				5		20	25			
C. supina Wahlenb. subsp. *spaniocarpa* (Steud.) Hult.	50	4—5			2		20	2	20	4			8					35				*	70	25
Разнотравье																								
Allium schoenoprasum L.	4	1																			*			
Androsace chamaejasme Wulf. subsp. *arctisibirica* Korobkov	45	2	1	*		*				*	*		1			2		3	2		3			
A. ochotensis Willd. ex Roem. et Schult.	9	1																*			*			
A. septentrionalis L.	4	3						*																
Anemone sibirica L.	9	1				*																		
Arenaria capillaris Poir.	67	3	*	1		*		*		*	*	*	1	*	1	*		10	3	*		*		
Armeria arctica (Cham.) Wallr.	4	1																			*			
Arnica iljinii (Maguire) Iljin	4	2											*											
Artemisia arctica Less. subsp. *ehrendorferi* Korobkov	14	1							*		*												2	

A. arctisibirica Korobkov	9	4										*								*				
A. furcata Bieb.	54	1—2	*	1		*				*	*			*	*	2		1		*	*	*		
A. glomerata Ledeb.	18	1															1	*	*		*			
A. kruhsiana Bess.	9	4—5															*							5
Aster alpinus L. s. l.	91	3	2	3	*	*	*	1		*	*	2	1	5	5	5		1	2	3	5	*		2
Astragalus alpinus L. subsp. *alpinus*	18	1							*									*	*		*			
A. pseudoadsurgens Jurtz.	22	4—5	*		*		*												1					4
A. tugarinovii Basil.	41	2				*		*	*	*	*		*	*	*					*				
Bupleurum americanum Coult. et Rose	14	2			*	*	*																	
Cerastium arvense L.	14	3															*				*			*
Chamerion latifolium (L.) Holub	9	2									*							*						
Cnidium cnidiifolium (Turcz.) Schischk.	45	2		1				*	*			*		*	*		*		*		*			*
Dianthus repens Willd.	58	3	*	*	*	*	*	*		*	*		*					*			*	*		*
Dracocephalum palmatum Steph.	54	4—5	1	1	5		8	5	8			5	3	1					2				*	5
Draba arctogena (Ekman) Ekman	18	3	*								*						*			*				
D. parvisiliquosa Tolm.	41	3			*			*	*					*					*	*	*			*
D. nivalis Liljebl	27	2								*			*	*	*			*	*					
Eritrichium tschuktschorum Jurtz. et Petrovsky	9	1	*															*						
Ermania parryoides (Cham.) Botsch.	4	1											*											
Erysimum pallasii (Pursh) Fern.	27	3						*		*	*	*							*			*		
Galium boreale L. s. l.	9	1						*	*															
Hedysarum hedysaroides (L.) Schinz et Thell.	18	1							*		*				5	*								
Minuartia obtusiloba (Rydb.) House	36	1—2	*	*		*				*	*		*							*	*			
M. verna (L.) Hiern	4	3													*									
Oxytropis czukotica Jurtz.	32	1	*	*		*				*	*							*			*			
O. leucantha (Pall.) Bunge subsp. *tschukotica* Jurtz.	54	2	*	*	*			*	*		*	*	*	*	*	2				*				
O. maydelliana Trautv.	4	1												*										
O. middendorffii Trautv. subsp. *anadyrensis* (Vass.) Jurtz.	45	2	*	*		*				*				*				1	*	*	5	*		
Papaver microcarpum DC. subsp. *microcarpum*	27	2								*				*		*		*		*		*		
Polygonum laxmannii Lepech.	72	3		*	*	*	*		*	*	*		2	*	1	1	*	2		*	*		1	
P. tripterocarpum A. Gray	4	1						*																
Potentilla anachoretica Soják	18	4—5								2							4		10					10
P. arenosa (Turcz.) Juz.	77	3	*	1	*	*	*	*	*	*		*		5	*		1		3	*	2		6	5
P. crebridens Juz.	72	3	*	*	*	*	*			*	*			*	*	*	*	1	1		2	*	*	
P. stipularis L.	4	2								*														
P. uniflora Ledeb. subsp. *uniflora*	14	1																*			*	*		
Ranunculus affinis R. Br.	9	2													*		*							
Rumex graminifolius Lamb.	4	2																			*			
Saxifraga nivalis L.	22	2			*			*	*			*					*							
S. funstonii (Small) Fedde	41	1					*	2	2		*		*	1			2		1		1			
Selaginella sibirica (Milde) Hieron.	77	3	5	2	5	2	5	*	2	3	1	3	5	12		*		1	1	2		5		

Продолжение

Вид	Константность, %	Верность, баллы	Покрытие (%) сосудистых и присутствие (*) мхов и лишайников																					
			номер описания																					
			8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	23	24	25	26	29	30	31	32
Senecio integrifolius (L.) Clairv. s. l.	4	2												*										
Silene repens Patrin	67	3		*	1	*			*	*	*		1		*	*	*		*	*	*	*		*
S. stenophylla Ledeb.	4	1	*																					
Smelowskia jurtzevii Veliczkin	58	3	1	*	*	*	*	*		*	*	*	*		*					3	*			
Thymus oxyodontus Klok.	22	4—5					5	1	15				1								5			
Valeriana capitata Pall. ex Link	4	1															*							
Woodsia ilvensis (L.) R. Br.	4	2											*											
Мхи																								
Bryum argenteum Hedw.	22	1									*			*	*		*			*				
Bryoerythrophyllum recurvirostre (Hedw.) Chen	4	2																			*			
Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid.	4	1		*																				
Dicranum elongatum Schleich. ex Schwaegr.	9	2				*											*							
D. spadiceum Zett.	4	2																			*			
Ditrichum flexicaule (Schwaegr.) Hampe	4	2																			*			
Encalypta rhabdocarpa Schwaegr. var. *pilifera* (Funck) C. Jens.	67	4	*	*	*	*		*		*	*	*	*	*			*	*		*	*			*
Pohlia nutans (Hedw.) Lindb.	9	1																			*			*
Polytrichum alpinum Hedw.	14	2											*				*				*			
P. juniperinum Hedw.	4	2		*																				
P. piliferum Hedw.	32	2	*		*	*				*	*	*						*						
Rhytidium rugosum (Hedw.) Kindb.	63	3		*	*	*	*	*	*				*	*	*					*	*	*	*	*
Rhacomitrium canescens (Hedw.) Brid.	14	2							*									*			*			
Stegonia latifolia (Schwaegr.) Vent.	14	4	*											*										*
Tortula ruralis (Hedw.) Crome	50	3		*	*		*	*	*					*	*		*	*			*	*		
Tortella tortuosa (Hedw.) Limpr.	9	2											*								*			
Thuidium abietinum (Schwaegr.) B. S. G.	14	3					*						*				*							
Pogonatum urnigerum (Hedw.) Beauv.	4	2				*																		
Лишайники																								
Alectoria ochroleuca (Hoffm.) Massal.	5	1				*																		
Bryoria nitidula (Th. Fr.) Brodo et D. Hauksw.	32	1			*	*		*			*								*	*				
Buellia geophila (Sommerf.) Lynge	16	1						*	*	*														
Caloplaca jungermanniae (Vahl.) Th. Fr.	5	1							*															
C. stillicidiorum (Vahl.) Lynge	10	2															*	*						

Cetraria cucullata (*Bellardi*) Ach.	16	1				*					*				*								
C. islandica (L.) Ach.	37	1			*	*				*			*		*		*			*				
C. laevigata Rassad.	5	2											*											
C. nivalis (L.) Ach.	74	1	*		*	*	*	*	*	*	*	*	*		*		*	*	*					
C. andrejevii Oxn.	10	2				*									*									
C. odontella Ach.	21	1			*							*						*	*					
Cladonia arbuscula (Wallr.) Hale et W. Culb.	5	1					*																	
C. pocillium (Atch.) O. J. Rich	5	1																		*				
C. pyxidata (L.) Hoffm.	32	1					*	*	*				*		*			*						
Cornicularia divergens Ach.	21	1	*	*						*		*												
Dactylina arctica (Hook.) Nyl.	5	1					*																	
Diploschistes bryophilus (Ehrh.) Zahlbr.	5	3—4																		*				
Endocarpon pusillum Hedw.	5	3—4																		*				
Hypogymnia subobscura (Vain.) Poelt	32	1	*		*	*		*		*								*						
Lecidea wulfenii (Hepp) Arnold	10	1						*				*												
Lepraria neglecta (Nyl.) Lett.	5	1								*														
Lecanora castanea (Hepp) Th. Fr.	5	1																		*				
L. dispersa (Pers.) Röhl.	5	1						*																
L. intricata (Schrad.) Ach.	5	1												*										
Ochrolechia upsaliensis (L.) Massal.	47	1	*		*	*		*	*	*		*	*							*				
Pachyospora verrucosa (Ach.) Massal.	10	1								*		*												
Parmelia omphalodes (L.) Ach.	47	1	*	*	*	*		*		*	*	*						*						
P. infumata Nyl.	10	1								*				*										
P. separata Th. Fr.	5	1												*										
P. stygia (L.) Ach.	5	1												*										
P. taractica Krempelh.	26	3—4	*				*	*			*	*												
Peltigera rufescens (Weid.) Humb.	5	1																*						
Pertusaria coriacea Th. Fr.	21	1	*		*					*	*													
Phaeorrhiza nimbosa (E. Fr.) Mayrh. et Poelt	26	3—4						*		*		*		*						*				
Physcia caesia (Hoffm.) Hampl.	10	1						*											*					
Physconia muscigena (Ach.) Poelt	63	2		*	*		*	*	*	*	*	*	*					*	*	*				
Pseudephebe pubescens (L.) Choisy	5	1								*														
Psora rubiformis (Wahlenb.) Hook.	5	1																		*				
Ramalina almaquistii Vain.	5	1	*																					
Rinodina roscida (Sommerf.) Arnold	5	1						*																
R. turfacea (Ach.) Koerb.	47	1	*					*	*	*	*		*				*	*		*				
Sphaerophorus globosus (Huds.) Vain.	10	1	*			*																		
Stereocaulon alpinum Laur.	16	1				*	*											*						
Sporastatia testudinea (Ach.) Massal.	5	1												*										
Thamnolia vermicularis (Sw.) Ach. ex Schaer	74	1	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*		*	*		*			*				
Суммарное покрытие цветковых . .			29	60	50	62	73	43	62	36	76	40	55	79	73	46	118	65	31	65	73	62	82	111
Общее покрытие мхов			5	40	5	10	10	10	30	5	2	5	10	10	10	10	5	10	*	*	15	3	40	3
Общее покрытие лишайников			**65**	**7**	50	30	20	30	10	70	10	40	**30**	**20**	**5**	**20**	**40**	**20**	**35**	**30**	**15**	**10**	*	5

стью, случайностью сохранения части видов в отдельных степных колониях (Юрцев, 1974, 1981), влиянием тундрового окружения, нестабильностью поверхности, периодическим проявлением эрозии. На высоких береговых склонах эти процессы вызваны подмывом берега рекой. На склонах террас, обращенных к озерным котловинам, во многих местах наблюдались нарушения цельности степной дернины длинными трещинами, параллельными краю террасы, и частичное оползание дернины ниже трещины. Необходимо учитывать также взаимодействие СС с соседними тундровыми, луговыми и кустарниковыми сообществами, характер которых может меняться вследствие колебаний климата различной продолжительности. В настоящее время признаки наступления тундровых сообществ на СС не удалось обнаружить.

Перед нами стояла задача сравнить 22 описания СС по видовому составу (с учетом и без учета покрытия каждого вида), набору доминантов и различным типологическим признакам: соотношению флороценотических комплексов, широтных (зональных) и долготных элементов, ценобиоморф. Сравнение описаний СС по соотношению элементов проводилось как по числу видов, относящихся к тому или иному элементу, так и по сумме проективных покрытий этих видов, по схеме «каждое с каждым». При этом определяли ценность каждой данной категории признаков для разделения всех описаний на группы. Одновременно были получены типологические характеристики описанных СС по названным категориям признаков.

Сравнение СС на видовом уровне

При сравнении СС по флористическому составу здесь и в дальнейшем использовали формулу Съеренсена, приводимую по Б. И. Семкину (Юрцев, Семкин, 1980),

$$K_0(A, B) = \frac{2n(A \cap B)}{n(A) + n(B)},$$

где $n(A \cap B)$ — число общих видов двух сообществ, $n(A)$ — число элементов (видов) одного множества (сообщества), $n(B)$ — число видов другого сообщества. При процентном выражении веса элементов мера сходства Съеренсена находится так

$$K_0(A,\ B) = \sum_{i=1} \min(a_i;\ b_i),$$

где a_i и b_i — веса элементов множеств (сообществ) A и B.

Сходство изучаемых СС по видовому составу без учета покрытия графически отражено на дендрограмме (рис. 1). Из нее видно, что по флористическому составу рассматриваемая совокупность сообществ не делится на группы. Тем не менее выделяется «ядро» из 12 наиболее сходных по видовому составу описаний, включающих почти все описания первого участка и все три описания второго участка. В пределах ядра намечается дальнейшая группировка описаний; 4 подгруппы (каждая из 2—4 описаний) и особняком стоящее описание № 26 соединяются в одну группу на достаточно высоком уровне сходства — 68% (по Съеренсену—Чекановскому); затем СС группируются на уровне 70—76 и даже 83 (№ 8 и 9) и 88% (№ 10 и 12). Каждая из последних двух пар объединяет описания, довольно разнотипные в экологическом и структурном отношениях, но топографически соседние. Что касается 10 описаний, не вошедших в ядро, то они присоединяются по одному к центральной группе в интервале значений меры сходства от 63 до 58% (8 описаний); 54 (№ 31) и 48% (№ 23); последние два СС занимают уникальные местоположения (№ 31 — седловину у подножия останцовой скалы, в нем всего 10 видов сосудистых растений; № 23 — задернованный узкий гребень высокой цокольной террасы, в нем 19 видов).

С целью исключить возможное влияние неравновеликости сравниваемых описаний СС по числу видов на их группировку по сходству были рассчитаны меры сходства Симпсона между всеми парами описаний (Юрцев, Семкин, 1980). Сравнение дендрограмм сходства по Съеренсену—Чекановскому и по Симпсону показало, что группировки описаний в первом и втором случаях различаются только в деталях. Незначительные в целом изменения объясняются приблизи-

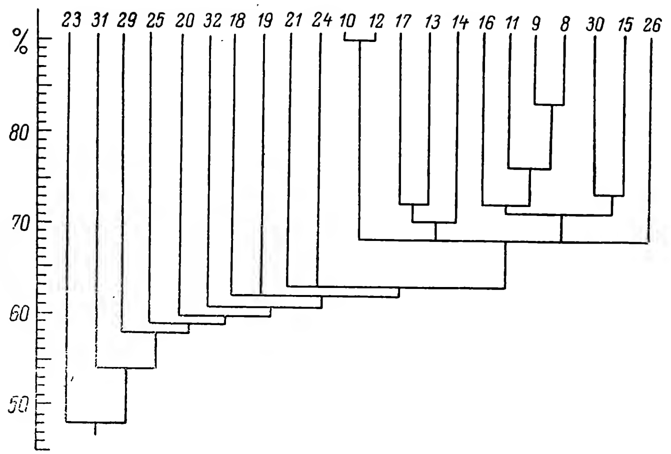


Рис. 1. Дендрограмма максимального сходства степных сообществ среднего течения р. Амгуэмы по видовому составу.

тельно одинаковым уровнем флористического богатства основной массы данных сообществ (от 22 до 26 видов в тринадцати описаниях; одно описание с 10 видами, два — с 16, два — с 17, одно — с 19, одно — с 29, одно — с 30, одно — с 31).

По видовому составу травостоя все изучаемые СС представляют достаточно цельную группу. Это объясняется наличием флористического ядра из видов с высокой константностью (III—V классы) в данной группе сообществ (см. таблицу). К V классу константности (81—100%) относятся *Festuca auriculata*×*F. lenensis*, *Poa arctostepporum* (*P. glauca*×*P. botryoides*), *Aster alpinus*, *Carex obtusata*; к IV классу — *Potentilla arenosa*, *Selaginella sibirica*, *Potentilla crebridens*, *Polygonum laxmannii*, *Silene repens*, *Arenaria capillaris*, *Carex rupestris*; к III классу — *Carex supina* subsp. *spaniocarpa*, *Androsace chamaejasme* subsp. *arctisibirica*, *Cnidium cnidiifolium*, *Dianthus repens*, *Draba parvisiliquosa*, *Oxytropis leucantha* subsp. *tschukotica*, *O. middendorffii* subsp. *anadyrensis*, *Smelowskia jurtzevii*, *Artemisia furcata*, *Saxifraga funstonii*, *Astragalus tugarinovii*. Таким образом, 22 вида с высокой константностью составляют свыше 29% от сводного списка видов СС. В данную группу высококонстантных видов попадает большая часть основных доминантов СС (кроме более редкого *Helictotrichon krylovii*, встреченного в 22% описаний), причем две трети константных видов имеют балл верности (по шкале Braun-Blanquet, 1964) от 3 до 5 (см. таблицу), т. е. наиболее часто и обильно встречаются именно в этом классе сообществ. Это говорит о высокой экологической и флористической естественности данного степного класса сообществ в районе исследований. Многие из перечисленных видов имеют характерные ареалы и могут служить эколого-географическими дифференциальными видами в смысле T. Böcher (1954), в первую очередь гибридогенные таксоны *Festuca auriculata*×*F. lenensis*, *Poa glauca*×*P. botryoides* (=*P. arctostepporum*), *Smelowskia jurtzevii*, пока известные только с Чукотки. Таким образом, в комплекс характерных видов, по J. Braun-Blanquet (1964), с учетом константности и доминирования следует включить *Festuca auriculata*×*F. lenensis*, *Poa arctostepporum*, *Helictotrichon krylovii*, *Carex obtusata*, *C. supina* subsp. *spaniocarpa*, *Aster alpinus*, *Potentilla arenosa*, *Dracocephalum palmatum*, *Smelowskia jurtzevii*, *Selaginella sibirica*.

Определение попарного сходства с учетом проективного покрытия видов (дендрограмма на рис. 2) выявило сложную многоэтажную группировку описаний по этому показателю. Число наименее сходных описаний, присоединяющихся к центральной группировке по одному (на уровне 32—35% сходства), сократилось до трех, выделяющихся составом или соотношением покрытий основных доминантов (№ 15, 11, 23). В центральной группировке объединение групп разного порядка наблюдается в интервале значений меры сходства 45—62 до 74% (№ 12—14; совпадение 5 доминантов и субдоминантов). Однако 7 элементарных групп насчитывают не более двух описаний каждая. В центральную

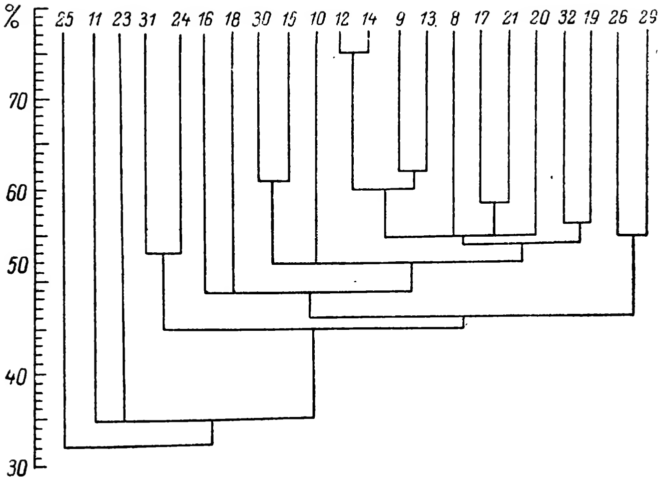


Рис. 2. Дендрограмма максимального сходства степных сообществ среднего течения р. Амгуэмы по видовому составу с учетом проективного покрытия видов.

группировку входят и 5 одиночных описаний, не имеющих близких аналогов (всего 15 элементарных единиц из 22 описаний). Сопоставление с данными таблицы показывает, что каждая из этих элементарных единиц отличается от остальных либо набором доминантов, либо соотношением покрытий основных доминантов. Хорошо заметно, что в центральной группировке преобладают полидоминантные сообщества со сравнительно невысокими максимальными показателями покрытия (10—20, редко 25—35%); в основе входящих в нее «промежуточных группировок» — различные комбинации доминантов и их покрытий, все случаи резкого количественного перевеса одного-двух видов оказались на периферии дендрограммы.

Дендрограмма показывает разнообразие наборов и соотношений доминантов в этой небольшой совокупности сообществ. Каждое сочетание в данной выборке иллюстрируется в лучшем случае двумя описаниями. Для обеспечения необходимой повторности при характеристике выделенных групп сообществ нужно было бы в несколько раз увеличить объем выборки; однако это требование может оказаться невыполнимым для части редких реликтовых СС небольшого района.

Для того чтобы дать обзор всего разнообразия сочетаний доминантов в травостое СС района исследований, мы воспользовались традиционным для советской геоботанической школы подходом к классификации сообществ по набору доминантных и субдоминантных видов. 15 элементарных сочетаний доминантов (элементарных единиц дендрограммы на рис. 2) объединились в группы I порядка по основному доминирующему виду (с наивысшим покрытием хотя бы в одном описании данной элементарной группы), затем в группы II порядка по жизненной форме основного доминанта. Согласно традициям, ранг полученных единиц мог бы быть таким: ассоциация → формация → группа формаций. Однако, учитывая ряд критических замечаний по классификации сообществ по доминантам, заключительная оценка ранга этих единиц будет дана в следующей публикации, после дополнительного анализа состава, структуры и местоположений СС с учетом характера наземного покрова.

Четыре самых крупных подразделения всей совокупности описанных сообществ соответствуют доминированию: 1) стержнекорневых розеткообразующих двудольных (основной доминант *Potentilla anachoretica*), 2) осоковидных трав с расползающимися дерновинами (основной доминант *Kobresia myosuroides*), 3) дерновинных злаков, 4) корневищно-кустовых осочек с обильными сложно разветвленными корнями. Группа 3 далее подразделяется на подгруппы I порядка по основному доминанту: *Festuca altaica* (3.1), *F. auriculata*×*F. lenensis* (3.2), *Poa arctostepporum* (3.3), *Helictotrichon krylovii* (3.4). Группа 4 также делится на подгруппы по основному доминанту: *Carex obtusata* (4.1), *C. supina* subsp. *spaniocarpa* (4.2), *C. rupestris* (4.3).

В приводимом ниже перечне сочетаний доминантов в травостое СС для каждой элементарной группы описаний приводятся только общие доминанты (в скобках дано проективное покрытие в процентах для каждого описания). Остальные сведения по каждому описанию можно найти в таблице 1. В случае неявного перевеса в травостое одной из жизненных форм или одного из видов в приводимой ниже схеме в скобках указан цифровой индекс и другой сходной группы.

Перечень сочетаний доминантов в степных сообществах среднего течения р. Амгуэмы

1.1.1. (Описание № 25): *Potentilla anachoretica* (10);
2.1.1. (№ 11): *Kobresia myosuroides* (40), *Carex rupestris* (10), *Festuca auriculata*× *F. lenensis* (10);
3.1.1. (№ 18): *Festuca altaica* (15), *F. auriculata*×*F. lenensis* (10);
3.2.1. (№ 10): *Festuca auriculata*×*F. lenensis* (30), *Carex obtusata* (10);
3.3.1. (№ 8): *Poa arctostepporum* (10);
3.3.2. (№ 9, 13): *Poa arctostepporum* (30, 10), *Festuca auriculata*×*F. lenensis* (10, 10), *Carex obtusata* (8, 10);
3.3.3 (№ 20): *Poa arctostepporum* (20), *Helictotrichon krylovii* (15), *Kobresia myosuroides* (10);
3.4.1. (№ 30, 15): *Helictotrichon krylovii* (35, 20), *Festuca auriculata*×*F. lenensis* (15, 5), *Carex obtusata* (7, 4);
3(4).4.2. (№ 21, 17): *Helictotrichon krylovii* (10, 10), *Carex obtusata* (10, 10), *Poa arctostepporum* (10, +);
4.1.1. (№ 23): *Carex obtusata* (80), *Poa arctostepporum* (20), *Bromus pumpellianus* (8);
4.1.2. (№ 32, 19): *Carex obtusata* (25, 20), *C. supina* subsp. *spaniocarpa* (25, 10), *Festuca auriculata*×*F. lenensis* (15, 10), *Potentilla anachoretica* (10, 0), *Dracocephalum palmatum* (5, 1);
4.2.1. (№ 12, 14): *Carex supina* subsp. *spaniocarpa* (20, 20), *C. obtusata* (10, 10), *Festuca auriculata*×*F. lenensis* (10, 5), *Thymus oxyodontus* (5, 15), *Dracocephalum palmatum* (8, 8), *Carex rupestris* (10);
4.2.2. (№ 24, 31): *Carex supina* subsp. *spaniocarpa* (70, 35), *Arenaria capillaris* (10);
4.3.1. (№ 16): *Carex rupestris* (45), *C. obtusata* (30);
4(3).3.2. (№ 26, 29): *Carex rupestris* (20, 25), *Festuca auriculata*×*F. lenensis* (20, 10), *Poa arctostepporum* (5, 10).

В приведенном перечне основные доминантные виды присутствуют во всех или большинстве описаний СС, имеющих, как правило, вполне сформированный наземный покров. Различия в наборе доминантов не являются случайностью: они в значительной степени объясняются неодинаковыми экологическими условиями участков. Особо следует сказать о споровых. В изучаемых СС они не играют определенной эдификаторной роли, заполняя в большинстве случаев лишь просветы в травостое, поэтому в предварительной классификационной схеме они пока не учтены, хотя среди мхов и лишайников были встречены виды, отнесенные О. М. Афониной к группе ксерофильных (см. таблицу, мхи с баллом верности 4) и И. И. Макаровой к группе ксероконтинентальных (см. таблицу, лишайники с баллом верности 3—4).

ЛИТЕРАТУРА

Справочник по климату СССР. Л.: Гидрометеоиздат, 1966, т. 2, вып. 26, с. 18—46. — *Юрцев Б. А.* Степные сообщества Чукотской тундры и плейстоценовая «тундростепь». — Бот. журн., 1974, т. 59, № 4, с. 484—501. — *Юрцев Б. А.* Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии. Новосибирск: Наука, 1981. 168 с. — *Юрцев Б. А.*, *Семкин Б. И.* Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 12, с. 1706—1718. — *Юрцев Б. А.*, *Толмачев А. И.*, *Ребристая О. В.* Флористическое ограничение и разделение Арктики. — В кн.: Арктическая флористическая область. Л.: Наука, 1978, с. 9—104. — *Böcher T. W.* Oceanic and continental vegetation complexes in Southwest Greenland. — Medd. om Grønland., 1954, Bd 148, N 1, p. 1—336. — *Braun-Blanquet J.* Pflanzensoziologie, 3. Aufl. Wien; N. Y.: Springer, 1964. 865 S.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 20 X 1983.

УДК 582.475.2 : 582.29

В. А. Демьянов

ВЛИЯНИЕ *LARIX GMELINII (PINACEAE)* НА ПРИРОСТ И ВОЗРАСТ КУСТИСТЫХ ЛИШАЙНИКОВ НА ВЕРХНЕЙ ГРАНИЦЕ ЛЕСА

V. A. DEMJANOV. THE INFLUENCE OF *LARIX GMELINII* (*PINACEAE*) ON THE INCREMENT AND AGE OF THE FRUTICOSE LICHENS AT THE UPPER LIMIT OF FOREST

На верхней границе леса в Путоране изучали влияние деревьев *Larix gmelinii* (в их фитогенных полях) на прирост и возраст кустистых кладоний (на примере *Cladina arbuscula*).

Результаты исследований показали, что как прирост, так и возраст подециев лишайника различаются не только в фитогенном поле и за его пределами, но и во внутренней и внешней частях фитогенного поля лиственницы Гмелина, что указывает на существенность фитоценотических отношений для структуры растительных группировок лесов и редколесий.

Лишайники играют заметную роль в растительном покрове лесотундры и имеют большое хозяйственное значение. Особую ценность здесь они представляют для главной отрасли сельского хозяйства Крайнего Севера — оленеводства, так как около 85—90% площади лесотундры служат оленьими пастбищами. В настоящее время в связи со все более возрастающими темпами хозяйственного освоения лесотундры особую актуальность приобретают вопросы рационального использования оленьих пастбищ. Одним из таких вопросов является выяснение величины ежегодного прироста лишайников и факторов, его определяющих. В частности, большой интерес представляет выяснение характера и степени влияния на лишайниковый покров древесного яруса.

К настоящему времени в отечественной и зарубежной литературе накопилось немало сведений по приросту лишайников (Krabbe, 1891; Танфильев, 1894; Городков, 1926, 1934, 1936; Самбук, 1928, 1936; Tengwall, 1928; Mattick, 1932; Салазкин, 1937; Некрасова, 1937, 1938; Игошина, 1939; Андреев, 1952, 1954; Аврамчик, 1954; Барашкова, 1961; Куваев, Самарин, 1961; Pegau, 1968; Щелкунова, 1979, и др.). Однако влияние деревьев на ежегодный прирост лишайников, особенно в условиях Крайнего Севера, почти не изучено. Некоторые исследователи (Салазкин, 1937; Андреев, 1954) высказывают предположение о том, что древесный ярус оказывает положительное влияние на рост лишайников.

Задачей наших исследований было выяснить, каково влияние *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. (в ее фитогенном поле) на годичный прирост и продолжительность жизни лишайников.

Материал для данного сообщения собирали в лиственничных лишайниковых рединах подгольцового пояса в районе оз. Капчук на северо-западе плато Путорана. Лиственничные редины в виде отдельных фрагментов располагаются на пологих склонах и базальтовых уступах выше границы лесного пояса. Наиболее распространены в районе исследований лиственничные лишайниковые редины с участием в напочвенном покрове *Cladina arbuscula* (Waller.) Hale et W. Culb., *C. stellaris* (Opiz) Brodo и *C. rangiferina* (L.) Harm. Сомкнутость древесного яруса в рединах не превышает 0.1. Деревья высотой 2—4 м располагаются одиночно, реже — небольшими группами-куртинами на расстоянии 10—15 м друг от друга. Между ними встречаются отдельные кусты *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar высотой 0.8—1.0 м. Подробное описание растительного покрова участка, где проводились исследования, дано в нашей работе (Демьянов, 1982б). Отметим лишь, что вокруг растений древесного яруса (в границах их фитогенных полей) формируются группировки, существенно отличающиеся от группировок открытых местообитаний (тундровых пространств). Размеры группировок «куртин» (представляющих собой фрагменты лесных фитоценозов) определяются протяженностью фитогенных полей отдельных деревьев. Радиусы их в рединах подгольцового пояса не превышают 3 м (Демьянов, 1982а). Виды, относящиеся к кустарниковому ярусу (*Betula nana* L., *Salix glauca* L., *Juniperus sibirica* Burgsd.), развиваются в тундровых группировках, но отсутствуют в группировках «куртин». Травяно-кустарничковый ярус в границах фитогенных полей лиственниц сложен в основном 3 видами (*Vaccinium uliginosum* L., *Empetrum nigrum* L. и *Ledum palustre* L.), а в группировках открытых местообитаний наибольшее покрытие наряду с первыми двумя видами дают *Carex melanocarpa* Cham. ex Trautv. и *Dryas octopetala* L. В мохово-лишайниковом покрове группировок «куртин» и тундровых пространств также наблюдаются заметные различия. Так, если внутри фитогенных полей лиственниц преобладают *Rhacomitrium lanuginosum* (Hedw.) Brid., *Cetraria islandica* (L.) Ach. и *Cladina rangiferina*, а в пристволовой части — *Ptilidium ciliare* (L.) Hampe, то в группировках открытых местообитаний *Rhacomitrium lanuginosum* принимает участие в сложении яруса уже с другими видами (*Cladina arbuscula*, *C. stellaris*, *Cetraria nivalis* (L.) Ach. и др.). Отмеченные особенности распределения растений создают существенные отличия группировок «куртин» от группировок тундровых пространств.

Объектом изучения влияния лиственницы Гмелина на прирост и продолжительность жизни живой части подециев кустистых лишайников была выбрана широко распространенная в рединах подгольцового пояса *Cladina arbuscula*.

Методика исследований была следующая. От каждого из выбранных нами деревьев закладывали по 4 взаимно перпендикулярных линейных трансекта протяженностью 5 м. Вдоль каждого трансекта, начиная от ствола дерева, располагали рамки длинной стороной поперек трансекта, выделяющие мелкие (размером 0.10×0.25 м) площадки так, чтобы они вплотную примыкали друг к другу. На каждой площадке отбирали по 10 образцов дернинок *C. arbuscula*. Определение годичного прироста этого вида проводили для 6—10 подециев, взятых из каждого образца методом «среднего колена» (Андреев, 1952). При этом во внимание принимали лишь живую часть подециев, к которым относили верхнюю, более светлую часть растения. Для определения прироста лишайника измеряли высоту подеция и считали число «колен»-ветвлений, характеризующих продолжительность существования растения. Путем деления длины живой части подеция на число «колен» определяли годовой прирост лишайника.

Исследования показали, что у *C. arbuscula* прослеживается ускорение темпов роста с увеличением высоты подециев [1] (табл. 1), что, по мнению В. Н. Андреева (1954), объясняется особенностью прироста кустистых кладоний в первый период их жизни, когда скорость роста ежегодно возрастает. Как видно из табл. 1, данная закономерность сохраняется независимо от положения лишайника в фитогенном поле лиственницы Гмелина. В то же время четкая взаимосвязь выявляется при сравнении средних значений годового прироста *C. arbuscula* на разном удалении от источника поля: прирост лишайника заметно изменяется с увеличением расстояния от дерева. Наиболее сильное влияние на *C. arbuscula* лиственница Гмелина оказывает на расстоянии до 3 м от ствола, что соответствует протяженности (по радиусу) ее фитогенного поля в рединах подгольцового пояса (Демьянов, 1982а). Средняя величина годового прироста лишайника в фитогенном поле лиственницы Гмелина достигает 1.8 мм, тогда как за пределами поля она снижается до 1.6 (t_d=7.70, P=0.06), что свидетельствует о благоприятном влиянии лиственницы Гмелина в данных условиях на лишайники.

Сравнение величин годового прироста *C. arbuscula* выявило интересную особенность роста кладонии в зависимости от положения ее в фитогенном поле лиственницы Гмелина: во внешней части поля лишайник растет быстрее, чем во внутренней. Так, вокруг проекций крон деревьев при средней высоте подециев 14.6 мм прирост *C. arbuscula* достигает 1.9 мм в год, а под кронами (при высоте подециев 11.2 мм) — только на 1.6 (t=12.8, P=0.05).

Обнаруженный нами эффект уменьшения темпов прироста кустистых лишайников под кронами деревьев означает, что во внутренней части фитогенного поля лиственницы Гмелина складываются неблагоприятные условия для развития лишайников.

Мы попытались выяснить, какие факторы трансформируются под влиянием лиственницы Гмелина. Известно (Корчагин, 1960), что лишайники растут только

---

[1] Данное явление подробно изучено Р. П. Щелкуновой (1979) для кустистых кладоний на Енисейском Севере.

ТАБЛИЦА 1

Прирост *Cladina arbuscula* (мм) в фитогенном поле *Larix gmelinii* с учетом живой части подеция

Расстояние от ствола дерева, м	Высота подеция, мм						Средний возраст подеция, годы	Средняя высота, мм	Средний годовой прирост подеция	
	меньше 5	5—10	11—15	16—20	21—25	свыше 25			мм	%
0—0.5	0.9 (12)	1.3 (34)	1.8 (20)	2.0 (10)	2.1 (6)	2.0 (4)	7.3	11.6	1.5 (86)	15.6
0.5—1.0	1.7 (5)	1.5 (10)	2.1 (6)	1.7 (3)	1.9 (3)	—	6.3	11.6	1.7 (27)	16.5
1.0—1.5	1.0 (5)	1.5 (17)	1.8 (19)	2.1 (4)	2.0 (6)	—	6.9	11.3	1.6 (51)	16.0
1.5—2.0	—	1.3 (4)	1.8 (6)	1.9 (6)	2.1 (3)	2.1 (4)	8.9	12.6	1.9 (23)	15.5
2.0—2.5	1.7 (4)	1.5 (13)	2.0 (23)	2.2 (10)	2.1 (3)	—	6.9	12.9	1.9 (53)	14.6
2.5—3.0	1.3 (4)	1.5 (15)	1.8 (26)	2.0 (15)	2.4 (6)	2.9 (3)	7.8	13.7	1.8 (69)	13.9
3.0—3.5	0.9 (6)	1.3 (21)	1.5 (12)	1.7 (3)	2.1 (3)	2.6 (3)	7.0	11.0	1.4 (48)	16.0
3.5—4.0	1.0 (4)	1.2 (11)	1.7 (15)	1.9 (13)	2.4 (7)	—	8.1	13.6	1.7 (50)	12.8
4.0—4.5	1.2 (5)	1.5 (19)	1.7 (16)	2.1 (14)	2.8 (5)	3.1 (3)	7.4	13.0	1.8 (62)	15.5
4.5—5.0	1.4 (5)	1.5 (14)	1.7 (12)	2.2 (16)	2.2 (3)	2.5 (3)	7.2	14.2	1.8 (53)	15.3

Примечание. Цифры в скобках — число образцов.

во влажном состоянии, защита от высыхания (например, за счет притенения, создаваемого кроной) может привести к удлинению периода роста и, следовательно, к увеличению годового прироста. Так как специфика морфологии и биологии лишайников полностью исключает влияние на них со стороны корневых систем лиственницы, то можно предположить, что под кронами деревьев создаются неблагоприятные микроклиматические условия. Данные измерений[2] (табл. 2) показывают, что затенение, создаваемое кроной лиственницы Гмелина, оказывает заметное влияние на температурный режим приземного слоя воздуха: среднесуточная температура над поверхностью лишайникового покрова на 1—1.5° ниже, чем в межкроновых пространствах, что, очевидно, оказывает некоторое отрицательное влияние на рост кустистых кладоний. Но наиболее вероятной причиной замедленного роста лишайников является угнетающее влияние обильно разрастающихся здесь кустарничков, резко уменьшающих освещенность из-за высокой сомкнутости яруса. Увеличение же прироста кустистых кладоний вокруг проекций крон деревьев (в границах их фитогенных полей) можно объяснить следующим образом. Во внешней части поля у растений древесного яруса обычно сосредоточена основная масса физиологически активных корней, что приводит к обострению конкурентной борьбы между растениями нижних ярусов и лиственницей Гмелина, исход которой решается в пользу последней. Это обусловливает значительную разреженность травяно-кустарничкового яруса и, следовательно, благоприятствует ускорению развития кустистых кладоний.

Помимо прироста, о состоянии кустистых лишайников может свидетельствовать возраст подеция. Среднее число «колен» подециев *C. arbuscula* в фитогенном поле лиственницы Гмелина оказалось равным 7.3, вне поля — 7.5, т. е. условия, создаваемые лиственницей Гмелина, почти не отражаются на продолжительности жизни подеция, хотя имеющаяся разница в 0.2 года и оказалась достоверной ($t=3.42$, $P=0.05$).

Различия в возрасте живой части подециев лишайника в различных частях фитогенного поля лиственницы Гмелина были более существенными. Так, во внутренней части поля средняя продолжительность жизни кладонии составляет 7.1 лет, тогда как средний возраст лишайника во внешней части достигает 7.6 лет ($t=2.53$). Некоторое увеличение продолжительности жизни *C. arbuscula* вокруг проекций крон деревьев можно объяснить ослаблением влияния на нее (через изменение освещенности) растений травяно-кустарничкового яруса.

Описанные закономерности получены на большом фактическом материале

---

[2] Температура приземного слоя воздуха (на высоте 2—3 см от поверхности лишайникового покрова) определялась по данным недельных термографов, установленных под кроной лиственницы и в межкроновом пространстве.

ТАБЛИЦА 2

Сравнительный сезонный ход среднесуточных температур воздуха над поверхностью мохово-лишайникового покрова в лиственничной голубично-осоковой лишайниковой редине (1979 г.)

Микрообитание	Июль			Август				
	16—20	21—25	26—30	1—5	6—10	11—15	16—20	21—25
Под кронами деревьев	8.5	20.0	19.5	15.4	11.5	15.6	13.8	10.5
В межкроновых пространствах	9.0	21.5	20.5	14.1	13.1	16.0	15.2	11.4

Примечание. Приводятся средние температуры за 5 дней.

(более 500 подециев *C. arbuscula*), в связи с чем достоверность их не вызывает сомнения.

Итак, изучение влияния лиственницы Гмелина на прирост и возраст живой части кустистых кладоний (на примере *C. arbuscula*) показало, что как прирост, так и возраст подециев лишайников различаются не только в фитогенном поле и за его пределами, но и во внутренней и внешней частях фитогенного поля деревьев лиственницы Гмелина, что указывает на существенность фитоценотических отношений для структуры растительных группировок лесов и редколесий. Однако выявленные эффекты влияния деревьев на лишайники на верхней границе леса слабы, что вызвано, по-видимому, угнетенностью самих деревьев (их крон).

ЛИТЕРАТУРА

Аврамчик М. Н. Прирост ягеля в центральной части бассейна реки Анадырь. — Бот. журн., 1954, т. 39, № 3, с. 437—441. — *Андреев В. Н.* О приросте кустистых лишайников. — ДАН СССР, 1952, т. 85, № 4, с. 909—912. — *Андреев В. Н.* Прирост кормовых лишайников и приемы его регулирования. — Тр. БИН АН СССР, сер. 3, Геоботаника, 1954, вып. 9, с. 11—74. — *Барашкова Э. А.* Некоторые особенности роста кормового лишайника *Cladonia rangiferina* (L.) Web. в условиях Мурманской области. — Бот. журн., 1961, т. 46, № 3, с. 410—414. — *Городков Б. Н.* Оленьи пастбища Уральской области. — В кн.: Урал. Свердловск: Изд-во Уралплана, 1926, № 8, с. 1—12. — *Городков Б. Н.* Об основаниях и методах хозяйственной классификации и бонитировки оленьих пастбищ. — Сов. бот., 1934, № 1, с.54—66. — *Городков Б. Н.* Итоги изучения прироста лишайников. — Сов. оленеводство, 1936, вып. 8, с. 87—115. — *Демьянов В. А.* Анализ ценотической роли лиственницы Гмелина в растительных сообществах горных поясов на северо-западе плато Путорана. — В кн.: VIII Всесоюз. совещание «Изучение флоры и растительности высокогорий». Тез. докл., II. Растительность высокогорий (закономерности распределения, классификация, структура, продуктивность). Свердловск: Наука, 1982а, с. 29. — *Демьянов В. А.* Влияние *Larix gmelinii* (*Pinaceae*) на строение растительного покрова на верхней границе древесной растительности. — Бот. журн., 1982б, т. 67, № 4, с. 500—507. — *Домбровская А. В.* Влияние некоторых экологических факторов на распределение и рост кустистых лишайников в Хибинах. — Бот. журн., 1963, т. 48, № 5, с. 742—748. — *Игошина К. Н.* Рост кормовых ягелей на Приуральском Севере. — Тр. НИИСХ полярн. земледелия, животноводства и промыслового хозяйства, 1939, сер. 2, Оленеводство, вып. 4, с. 7—27. — *Корчагин А. А.* Определение возраста и длительности жизни лишайников. — В кн.: Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960, т. 2, с. 315—330. — *Куваев В. Б., Самарин В. П.* Кормовые растения северного оленя в Тимпонском районе Якутской АССР (Верхоянский хребет). — В кн.: Материалы по растительности Якутии. Л.: Изд-во АН СССР, 1961, с. 106—189. — *Некрасова Т. П.* Изучение прироста ягеля в Лапландском заповеднике. — Сов. бот., 1937, № 2, с. 103—105. — *Некрасова Т. П.* О приросте *Cladonia alpestris*. — Сов. бот., 1938, № 3, с. 114—116. — *Салазкин А. С.* Быстрота роста кормовых лишайников. — Сов. оленеводство, 1937, вып. 11, с. 43—54. — *Самбук Ф. В.* Достижения и пути решения «ягельной» проблемы. — Северная Азия, 1928, № 2, с. 101—105. — *Самбук Ф. В.* Прирост и возобновление лишайников. — Природа, 1936, № 6, с. 79—90. — *Танфильев Г. И.* По тундрам тиманских самоедов летом 1892 г. — Изв. РГО, 1894, т. 30, № 1, с. 1—42. — *Щелкунова Р. П.* Прирост кормовых лишайников и их распространение на Енисейском Севере. — Бот. журн., 1979, т. 64, № 8, с. 1111—1121. — *Krabbe G.* Entwicklungsgeschichte und Morphologie der polymorphen Gattung *Cladonia*. Leipzig: Verlag von A. Felix, 1891. 160 S. — *Mattick F.* Bodenreaktion und Flechtenverbreitung. — Beih. Bot. Centralbl., Ergänzungsband, 1932, Bd 49, S. 241—271. — *Pegau R. E.* Growth rates of important reindeer forage lichens on the Seward Peninsula Alaska. — Arctic, 1968, vol. 21, N 4, p. 255—259. — *Tengwall T.* Renlavarnas tillväxt och biologii Torne och Lule Lappmarker. — Svensk Bot. Tidskr., 1928, Bd 22, Hf 1—2, S. 18—32.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 21 XII 1983.

УДК (581.4+576.3) : 582.635.5

Д. В. Гельтман

ЦИТОТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ВИДОВ РОДА *URTICA* (*URTICACEAE*) ФЛОРЫ СССР

D. V. GELTMAN. CYTOTAXONOMICAL STUDIES OF THE SPECIES OF THE GENUS *URTICA* (*URTICACEAE*) IN THE FLORA OF THE USSR

Определены соматические числа хромосом у всех видов рода *Urtica*, распространенных в СССР. Установлено, что критические виды — *U. sondenii*, *U. galeopsifolia*, *U. pubescens* — являются диплоидами (2n=26), тогда как *U. dioica*, в пределах которого они нередко рассматривались, — преимущественно тетраплоидом (2n=52). Это различие используется для таксономических заключений. Впервые установлено число хромосом у *U. laetevirens* (2n=26), для *U. kioviensis* приводится новое число хромосом 2n=26 (в литературе 2n=22, 52). Данные по *U. cannabina* (2n=52), *U. angustifolia* (2n=52), *U. platyphylla* (2n=78), *U. pilulifera* (2n=26), *U. urens* (2n=24—25, 26) согласуются с литературными сведениями. Подтверждено ранее высказанное в литературе мнение, что основным хромосомным числом в роде *Urtica* является x=13.

Таксономия рода *Urtica* L. (крапива) трудна и запутана. Высказанные в литературе мнения об объеме, систематическом положении, отличительных признаках и распространении многих таксонов этого рода противоречивы. Для того чтобы разобраться в таксономии этого сложного рода, необходим анализ данных, полученных с применением самых разных методов, в том числе кариологического — сведений о числах хромосом, которые в настоящее время успешно применяются в систематике. Однако литературные данные о числах хромосом представителей рода *Urtica*, в том числе и распространенных в СССР, немногочисленны. Из 11 видов *Urtica*, встречающихся в СССР (почти все они распространены и в сопредельных странах), только у 3 числа хромосом определены на материале (причем довольно ограниченном) с территории нашей страны; еще для 5 видов числа хромосом установлены у растений с территорий зарубежных стран (см. табл. 2).

Отмеченные выше причины побудили нас провести работу по определению чисел хромосом у видов рода *Urtica* флоры СССР, имея в виду получение данных для решения спорных вопросов систематики этого рода. Небольшое предварительное сообщение по этой теме нами уже опубликовано (Гельтман, 1982). В настоящей работе подводится определенный итог проведенным исследованиям.

Материал для кариологического изучения (корневища и семена) был собран почти исключительно в природных местообитаниях во время экспедиционных поездок в различные районы страны, иногда использовали семена с гербарных образцов, любезно предоставленных в наше распоряжение рядом ботаников, которым мы искренне благодарны; только *U. pilulifera* L. изучался на материале, полученном из Ботанического сада Всесоюзного института лекарственных растений (ВИЛР). Соответствующие гербарные образцы переданы на хранение в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Результаты исследования представлены в табл. 1; для сравнения в табл. 2 приведены литературные сведения о числах хромосом видов рода *Urtica* флоры СССР.

Основное внимание мы уделили изучению чисел хромосом у таксонов, с которыми связаны наиболее трудные вопросы систематики рода: *U. dioica* L., *U. galeopsifolia* Wierzb. ex Opiz, *U. pubescens* Ledeb., *U. sondenii* (Simm.) Avror. Эту группу таксонов мы объединяем под названием «комплекс видов родства *U. dioica*» или, для краткости, «комплекс *U. dioica*». Мнения относительно объема и систематического положения этих таксонов различны: *U. galeopsifolia*, *U. pubescens* и *U. sondenii* нередко рассматривались в пределах *U. dioica* в ранге подвида, разновидности, а иногда и как его синонимы (Trautvetter, 1855; Weddell, 1869; Шмальгаузен, 1897; Hegi, 1912; Медведев, 1934; Domin, 1944; Ball, 1964; Hylander, 1966; Lid, 1974, и др.).

Среди таксонов, относящихся к комплексу *U. dioica*, мы обнаружили диплоиды (2n=26) и тетраплоиды (2n=52). *U. dioica* оказался преимущественно

ТАБЛИЦА 1

Числа хромосом у исследованных видов рода *Urtica*

№ п. п.	Вид, местонахождение и местообитание, дата, № образца	2n
	Urtica angustifolia	
1	Приморский край, Шкотовский р-н, окр. ст. Анисимовка. У ключа среди камней, 6 VIII 1981, № 419/1	52
2	Приморский край, Хасанский р-н, заповедник «Кедровая падь», у центральной усадьбы. Долинный чозенник, 3 VIII 1981, № 400/1	52
	U. cannabina	
3	Иркутская обл., Нижнеудинский р-н, пос. Костино. На пустыре в окрестностях поселка, 30 VII 1981, Т. Отнюкова	52
	U. dioica	
4	Кольский п-ов, Кандалакшский берег, 2-й км дороги Умба-Кузомень. Свалка в выработанном карьере, 13 IX 1981, № 477/1	52
5	Мурманская обл., с. Ловозеро. По кучам мусора на свалке, 8 IX 1981, № 448/1	52
6	Кольский п-ов, Кандалакшский берег, дер. Кузрека. У фундамента снесенного дома, 13 IX 1981, № 484/2	52
7	Ленинградская обл., Карельский перешеек, окр. оз. Отрадного. По территории заброшенной усадьбы, на сильном освещении, 27 VII 1980, № 93, 94	52
8	Ленинградская обл., окр. дер. Лахта, правый берег р. Каменки. Черноольшанник таволговый, 18 VIII 1981, № 426/5	52
9	Ленинградская обл., Бокситогорский р-н, окр. дер. Рудная Горка, у слияния рек Рагуши и Воложбы. Ивовые заросли, 21 VI 1981, № 210/1	52
10	Ленинградская обл., Бокситогорский р-н, окр. дер. Рудная Горка, долина р. Рагуши. Луг, поросший кустарниками, 21 VI 1981, № 208/1, 209/1	52
11	Ленинградская обл., пос. Старый Петергоф, парк Биологического института ЛГУ. Край парка у шоссе, 27 IX 1981, № 489/1, 490/2	52
12	БССР, Гомельская обл., Припятский заповедник, 1 IX 1980, № 179/1	52
13	БССР, Гомельская обл., Припятский заповедник, дорога Туров—Лельчицы. Пятнами по лугу, 3 IX 1980, № 189/1	52
14	БССР, Гомельская обл., Припятский заповедник, 2 IX 1980, № 182/1, 182/4	26
15	БССР, Брестская обл., Ганцевичский р-н, дер. Хотыничи, в огороде, 10 IX 1981, Т. В. Коновович	26
16	УССР, Черкасская обл., Каневский заповедник, 20 VIII 1980, № 132/1, 134/1; 18 VIII 1980, № 126/1, 126/3, 126/4; 17 VIII 1980, № 116	52
17	УССР, Черкасская обл., окр. с. Мошны. 22 VIII 1980, № 142/1; 23 VIII 1980, № 160	52
18	Саратовская обл., Лысогорский р-н, окр. дер. Невежкино, 2 VII 1980, № 32/1, 32/2; 4 VII 1980, № 46	52
19	Воронежская обл., Хоперский заповедник, склон надлуговой террасы к пойме р. Хопер близ кордона Беретина в 20—21 км к северо-востоку от Новохоперска, 4 VIII 1980, Н. Н. Цвелев, № 1285	52
20	Окр. г. Новосибирска, Академгородок, вблизи ботанического сада. Понижение, поросшее ивой, 8 VII 1981, № 228/1, 229/1	52
21	Иркутская обл., Нижнеудинский р-н, пос. Костино, в огороде вдоль забора, 30 VII 1981, Т. Отнюкова	52
	U. galeopsifolia	
22	УССР, Черкасская обл., окр. с. Мошны, Ирдынское болото, 22 VIII 1980, № 147/1, 148/1, 148/3, 151/1, 155/1; 23 VIII 1980, № 158/3, 162/1	26
23	УССР, Черкасская обл., окр. с. Мошны. Неиспользуемый осушенный торфяник у края Ирдынского болота, 22 VIII 1980, № 145/1	52
24	Воронежская обл., Хоперский заповедник, ольховая топь в притеррасной пойме р. Хопер близ кордона Беретина в 20—21 км к северо-востоку от Новохоперска, 4 VIII 1980, Н. Н. Цвелев, № 1284	26
25	Воронежская обл., Хоперский заповедник, ольховая топь у берега р. Калмычок близ кордона Клочковский в 26—27 км к северо-востоку от Новохоперска, 16 VII 1980, Н Н. Цвелев, № 963	26
26	Саратовская обл., Лысогорский р-н, окр. дер. Невежкино. Среди кустарника по берегу реки, 4 VII 1980, № 36/1	26
27	БССР, Гомельская обл., Припятский заповедник, 1 IX 1980, № 177; 2 IX, № 184/1	26
28	Ленинградская обл., окр. дер. Лахта, правый берег р. Каменки. Черноольшанник таволговый, 18 VIII 1981, № 426/4	26

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

№ п. п.	Вид, местонахождение и местообитание, дата, № образца	2n
29	Ленинградская обл., Карельский перешеек, южный берег оз. Вуокса, окр. дер. Ягодное. Сероольшанник по берегу озера, 16 IX 1980, № 191/1	26
	U. kioviensis	
30	БССР, Гомельская обл., Припятский заповедник. Старица, урочище Голосовые у дер. Хлупин, 17 IX 1980, Т. Н. Клакоцкая, № 269	26
	U. laetevirens	
31	Приморский край, Уссурийский р-н, долина р. Комаровки. Разреженный широколиственный долинный лес, 18 VII 1981, № 316/2	26
32	Приморский край, Хасанский р-н, заповедник «Кедровая падь», у центральной усадьбы. Долинный чозенник, 3 VIII 1981, № 401/1	26
	U. pilulifera	
33	Семена получены из Ботанического сада ВИЛР	26
	U. platyphylla	
34	О. Сахалин, окр. г. Южно-Сахалинска, Сусунайский хребет, высокотравье в долине р. Еланьки, 22 VII 1981, № 336/1	78
35	О. Сахалин, Корсаковский р-н, окр. пос. Озерского, вблизи дер. Утесное. В высокотравье у ручья, 25 VII 1981, № 360/2, 361/1, 365/1, 366/2	78
	U. pubescens	
36	Астраханская обл., дельта Волги, Обжоровский участок Астраханского заповедника, 14 VI 1980, № 1/5; 18 VI 1980, № 11	26
	U. sondenii	
37	Мурманская обл., юго-восточное побережье оз. Умбозера, берег р. Кицы. Прибрежный луг из *Calamagrostis purpurea*, *Phalaroides arundinacea*, *Filipendula ulmaria*, 6 IX 1981, № 438/1	26
38	Мурманская обл., с. Ловозеро, край свалки, 8 IX 1981, № 447/6	26
39	БССР, Гомельская обл., пойменная широкотравная дубрава в центральной пойме в 4 км от г. Светлогорска на левом берегу р. Березины в 1 км от берега, 29 VII 1981, В. С. Гельтман	26
40	УССР, Киевская обл., правый берег р. Десны у дер. Новоселки, 14 VIII 1981, № 107/1, 107/5	26
	U. urens	
41	Кольский п-ов, Ловозерский р-н, пос. Ревда, во дворе около дома, 10 IX 1981, № 457	26
42	Кольский п-ов, Кандалакшский берег, дер. Кузрека, 13 IX 1981, № 481/1	26
43	Приморский край, о. Путятина, сорное в поселке, 15 VII 1981, № 275/1, 280	24—25

Примечание. В том случае, когда сведения об образце нами были приведены (Гельтман, 1982), подробное описание местообитаний опущено; видовая принадлежность у таких растений не всегда совпадает с указанной ранее.

Если для выращивания растений использовались семена с гербарных образцов, указаны фамилии коллекторов.

тетраплоидом. В нашем материале тетраплоидный набор хромосом был установлен у самых разных форм этого полиморфного вида: у растений, имеющих жгучие волоски на листовой пластинке, — такие формы мы считаем типичными *U. dioica*, у особей, листовая пластинка которых опушена только простыми волосками, у форм с голой листовой пластинкой. Лишь у трех образцов из 36 исследованных установлен диплоидный набор хромосом, причем среди диплоидов имеется только одно растение, относящееся к типичному *U. dioica* (15) [1], два других (14) — промежуточные формы между этим видом и *U. galeopsifolia*. Ранее диплоиды среди *U. dioica* не отмечались, хотя и было высказано предположение о существовании у этого вида немногочисленной диплоидной хромосомной расы (Nurmi, 1980). Однако преобладающей у *U. dioica* является, несомненно, тетраплоидная раса, а диплоиды встречаются как редкое исключение. У одного

---

[1] Цифра в скобках указывает на номер образца в табл. 1.

ТАБЛИЦА 2

Литературные данные о числах хромосом видов рода *Urtica* флоры СССР

Вид	n	2n	Авторы
U. angustifolia		52—54	Соколовская, 1966 *
		48	Жукова, 1967 *
U. cannabina		52	Fothergill, 1936; Bassett, Crompton (см.: Löve, 1972); Mesicek, Soják, 1972
U. dioica	16		Strasburger, 1910
	24		Meurman, 1925; Rohweder, 1937; Sorsa, 1962; Laane, 1969
		48	Heitz, 1926; Tischler, 1934; A. Löve, D. Löve, 1942, 1956; Murin, Váchová (см.: «Index. . .», Pt 1, 1970); Uhrikova (см.: «Index. . .», Pt 4, 1974), Löve, 1981*
		52	Fothergill, 1936; Gadella, Kliphuis, 1971; Bassett, Crompton (см.: Löve, 1972); Löve, Kjellqvist, 1974; Bassett e. a. 1974; Löve, 1975; Nurmi, 1980; Woodland e. a., 1982
		48, 52	Gadella, Kliphuis, 1963; Izmaiłow, 1971, 1974
U. kioviensis		52	Fothergill, 1936; Murin, (см.: «Index. . .», Pt 6, 1978)
		22	Bakšay, 1956
U. pilulifera		24	Heitz, 1926; Delay, 1946—1947
	13		Krause, 1931
		26	Fothergill, 1936; Sharma, 1970; Bassett, Crompton (см.: Löve, 1972)
U. platyphylla		52	Funabiki, 1958
		76—78	Соколовская, 1960*
U. sondenii		48	A. Löve, D. Löve, 1961
		26	Bassett, Crompton, (см.: Löve, 1972); Bassett e. a., 1974; Löve, 1975; Nurmi, 1980
U. urens	12		Meurman, 1925; Rohweder, 1937
		24	Tischler, 1934; Fothergill, 1936; A. Löve, D. Löve, 1948, 1956; Pólya, 1949; Gadella, Kliphuis, 1963; Izmaiłow, 1971; Murin (см.: «Index. . .», Pt 4, 1974)
		26	Weimarck, 1963; Bassett e. a., 1974; Löve, 1975
	13	26	Woodland e. a., 1976
		24, 26, 52	A. Löve, D. Löve, 1942

Примечание. Звездочкой отмечены работы, в которых числа хромосом определены у растений с территории СССР.

из диплоидных растений обнаружена соматическая полиплоидия в клетках корня.

U. galeopsifolia и *U. pubescens* отличаются от других членов комплекса *U. dioica* густым опушением всего растения простыми волосками, а от типичных *U. dioica* — и отсутствием жгучих волосков на листовой пластинке. Между собой они различаются рядом мелких признаков, и в первую очередь — длиной простых волосков. Числа хромосом у этих таксонов определены впервые, оба оказались диплоидами. Хотя среди *U. galeopsifolia* найдено одно тетраплоидное растение (23), но оно представляет собой не вполне типичную форму; диплоидная раса у этого вида, несомненно, является доминирующей.

U. sondenii отличается от других рассматриваемых видов голой листовой пластинкой и некоторыми особенностями формы листа. В нашем материале у этого таксона был установлен диплоидный набор хромосом. Такие же данные ранее были получены и другими исследователями (табл. 2) на материале из Скандинавии. Указание A. Löve, D. Löve (1961) о наличии у этого вида тетраплоидов не было позднее подтверждено этими же авторами (A. Löve, D. Löve, 1975a, b; A. Löve, 1975).

Таким образом, оказалось, что критические таксоны — *U. galeopsifolia*, *U. pubescens*, *U. sondenii* — обособлены от *U. dioica* по степени плоидности.

Кроме того, они, как уже отмечалось, различаются морфологически (хотя и связаны промежуточными формами), а также обособлены экологически и имеют географическую определенность, поэтому мы рассматриваем все таксоны, входящие в комплекс *U. dioica*, как самостоятельные виды.[2] Данные о числах хромосом, таким образом, помогли при решении наиболее сложного вопроса систематики крапив флоры СССР.

Среди других полученных нами данных наибольший интерес представляет результат определения числа хромосом у *U. laetevirens* Maxim. (2n=26), которое у этого вида ранее не определялось. У *U. cannabina* L. число хромосом впервые определено на материале с территории СССР, полученный результат (2n=52) совпадает с данными литературы. Также впервые для территории нашей страны установлено число хромосом у *U. kioviensis* Rogow., однако наши данные (2n=26) не совпадают с литературными (2n=22, 52 — см. табл. 2).

У *U. platyphylla* Wedd. мы обнаружили гексаплоидный набор хромосом (2n=78), что согласуется с литературными данными (Соколовская, 1960), полученными на основании исследования растений с Южного Сахалина, где собирали материал и мы. С территории Японии для этого вида приводится тетраплоидный набор хромосом (Funabiki, 1958). Возможно, в пределах *U. platyphylla* имеются две расы с различным уровнем плоидности; в связи с этим были бы интересны исследования этого вида в других частях ареала.

U. angustifolia Fisch. ex Hornem. в нашем материале оказался тетраплоидом (2n=52), в литературе приводились также только тетраплоиды (2n=48, 52—54). Согласуется с литературными данными и результат, полученный для *U. pilulifera* (2n=26).

У *U. urens* L. мы выявили наряду с «нормальными» диплоидами (2n=26) также и анеуплоидные формы (2n=24—25). Тетраплоидов, о которых сообщали A. Löve и D. Löve (1942), в нашем материале не было. У одного образца этого вида установлена соматическая полиплоидия в клетках корня.

Важной характеристикой любого таксона является его основное хромосомное число. Судя по литературным данным, для рода *Urtica* характерны основные хромосомные числа x=11, 12, 13. Указание об x=8 (16) основано на самом первом определении числа хромосом у *U. dioica* n=16 (Strasburger, 1910). Эти сведения позже не были подтверждены и скорее всего являются ошибочными. Наиболее часто в роде встречаются x=12, x=13, причем оба основных числа нередко приводятся для одного вида. Из табл. 2 видно, что в последних работах преобладают определения, основанные на x=13. A. Löve и D. Löve (1975b) в новейшей сводке по числам хромосом арктических растений указывают для *Urtica* только x=13; эти же авторы (A. Löve, D. Löve, 1975a) отмечали, что сделанные ими ранее (A. Löve, D. Löve, 1942, 1956) определения числа хромосом для *U. dioica* 2n=48 (на основании этих определений можно сделать вывод о наличии x=12 в роде *Urtica*) ошибочны. D. Woodland с соавторами (1982) также считают, что основное хромосомное число в роде *Urtica* — x=13; определения, основанные на x=12, по их мнению, — артефакты. Основное хромосомное число x=13 указывает для *Urtica* и V. Grant (1982). Наш материал дает основание присоединиться к точке зрения названных выше авторов; во всяком случае x=13 в роде *Urtica* значительно преобладает.

Данные об основном хромосомном числе могут дать некоторый материал и для понимания эволюционных связей рода *Urtica*. Недавнее исследование частоты встречаемости гаплоидных чисел хромосом у цветковых растений, которое провел Grant (1982), показало, что среди травянистых двудольных гаплоидное число хромосом n=13 (и кратные ему) встречается редко, во всяком случае значительно реже (примерно в 3—5 раз), чем «соседние» числа n=11, 12, 14 и им кратные. В то же время у древесных двудольных гаплоидное число хромосом n=13 встречается наиболее часто. Таким образом, по основному числу хромосом род *Urtica* сходен с древесными растениями, хотя большинство его представителей — травы и лишь некоторые виды, в основном обитатели островов и высокогорий тропиков — полукустарники и небольшие кустарники.

---

[2] Более подробно систематика комплекса *U. dioica* будет нами рассмотрена в отдельной статье.

Это сходство можно считать косвенным доводом в пользу того, что предками *Urtica* могли быть древесные растения.

И литературные, и полученные нами данные указывают на наличие в роде *Urtica* процессов автополиплоидии и показывают, что среди крапив флоры СССР диплоидные виды есть в обоих подродах *Urtica* и *Sarcourtica* Chrtek и во всех секциях типового подрода. В секции *Urtica* диплоиды есть в двух из трех описанных подсекций. Эти сведения дают основание считать, что разделение рода на основные группы родства происходило на диплоидном уровне, а дальнейшая дифференциация видов в пределах подсекций часто шла с изменением уровня плоидности.

Автор благодарит О. И. Захарьеву за постоянную большую помощь на всех этапах настоящей работы.

ЛИТЕРАТУРА

Гельтман Д. В. О числах хромосом *Urtica dioica* s. l. (*Urticaceae*) (на материале из средней полосы европейской части СССР). — Бот. журн., 1982, т. 67, № 6, с. 788—793. — *Жукова П. Г.* Числа хромосом у некоторых видов растений крайнего северо-востока СССР. II. — Бот. журн., 1967, т. 52, № 7, с. 983—987. — *Медведев П. Ф.* Крапивы СССР. Л.: ВИР, 1934. 68 с. — *Соколовская А. П.* Числа хромосом у представителей сахалинского крупнотравья. — Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1960, вып. 2, № 9, с. 135—137. — *Соколовская А. П.* Географическое распространение полиплоидных видов растений. Исследование флоры Приморского края. — Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1966, вып. 1, № 3, с. 92—106. — *Шмальгаузен И. Ф.* Флора средней и южной России, т. 2. Киев, 1897. 752 с. — *Bakšay L.* Cytotaxonomical studies of the flora of Hungary. — Ann. Hist.-Nat. Mus. Hung., ser. nov., 1956, vol. 7, p. 321—334. — *Ball P. W. Urtica.* — In: Flora Europaea, vol. 1. Cambrige: Univ. Press, 1964, p. 67—68. — *Bassett I. J., Crompton C. W., Woodland D. W.* The family *Urticaceae* in Canada. — Canad. J. Bot., 1974, vol. 52, N 3, p. 503—546. — *Delay C.* Resherches sur la structure des novaux quiscents chez les Phanerogames. — Rev. Cytol. Cytophys. Veg., 1946—1947, t. 9, N 1—4, p. 103—229. — *Domin K.* Monografická studie o kopřivě dvoudome (*Urtica dioica* L.). — Čas. Čes. Lekárn., 1944, t. 57, N 7—8, S. 59—75. — *Fothergill P. G.* Somatic chromosomes in *Urtica.* — Proc. Univ. Durham Phil. Soc., 1936, vol. 9, N 4, p. 205—216. — *Funabiki K.* Distribution and poliploidy of angiosperms. II. Nothern flora of Japan. — Kromosomo, 1958, vol. 37—38, p. 1268—1275. — *Gadella T. W. J., Kliphuis E.* Chromosome numbers of flowering plants in the Netherlands. — Acta Bot. Neerl., 1963, vol. 12, N 2, p. 195—230. — *Gadella T. W. J., Kliphuis E.* Chromosome numbers of flowering plants in the Netherlands. V. — Proc. Kon. Ned. Acad. Wetens., ser. C, 1971, vol. 74, N 4, p. 335—343. — *Grant V.* Periodicities in the chromosome numbers of the angiosperms. — Bot. Gaz. 1982, vol. 143, N 3, p. 379—389. — *Hegi G.* Illustrierte Flora von Mittel-Europa, Bd 3. München: Lehmann's Verlag, 1912. 606 S. — *Heitz E.* Die Nachweis der Chromosomen. — Zeitschr. Bot., 1926, Bd 18, S. 625—681. — *Hylander N.* Nordisk Kärlväxtflora, Bd 2. Stockholm: Almqvist, Wiksell, 1966. 456 S. — *Index* of chromosome numbers of Slovakian flora. (Pt 1). — Acta Fac. Rer. Nat. Univ. Comen., Bot., 1970, vol. 16, p. 1—26. — *Index* of chromosome numbers of Slovakian flora. (Pt 4). — Acta Fac. Rer. Nat. Univ. Comen., Bot., 1974, vol. 23, p. 1—23. — *Index* of chromosome numbers of Slovakian flora. (Pt 6). — Acta Fac. Rer. Nat. Univ. Comen., Bot., 1978, vol. 26, p. 1—42. — *Izmaiłow R. Urticaceae.* — In: Studies in chromosome numbers of Polish angiosperms. 8th contr. Acta Biol. Cracow. (Bot.), 1971, vol. 14, N 1, p. 264—265. — *Izmaiłow R. Urtica.* — In: Further studies in chromosome numbers of Polish angiosperms. 10th contr. Acta Biol. Cracow. (Bot.), 1974, vol. 17, N 2, p. 135. — *Krause O.* Zytologische Studien bei den *Urticales* unter besonderer Berücksichtigung der Gattung *Dorstenia.* — Planta, 1931, Bd 13, N 1, S. 53—102. — *Laane A. M.* Meiosis and structural hybridity in some Norvegian plant species. — Blyttia, 1969, Bd 27, Hf 3, S. 141—173. — *Lid J.* Norsk og Svensk flora. Oslo: Andre Utgava, 1974. 808 S. — *Löve A.* IOPB chromosome numbers reports. XXXVIII. — Taxon, 1972, vol. 21, N 5—6, p. 679—680. — *Löve A.* IOPB chromosome numbers reports. XLIX. — Taxon, 1975, vol. 24, N 4, p. 501—516. — *Löve A.* Chromosome numbers reports. LXXIII. — Taxon, 1981, vol. 30, N 4, p. 857—860. — *Löve A., Kjellqvist E.* Cytotaxonomy of Spanish plants. III. — Lagascalia, 1974, vol. 4, N 1, p. 3—32. — *Löve A., Löve D.* Cytotaxonomic studies on boreal plants. I. Some observations on Swedish and Icelandic plants. — K. Fysiogr. Lund Förh., 1942, Bd 12, N 6, S. 58—76. — *Löve A., Löve D.* Chromosome numbers of nothern plant species. — Rep. Dep. Agric. Univ. Inst. Appl. Sci. (Iceland), ser. b, 1948, vol. 3, p. 9—131. — *Löve A., Löve D.* Cytotaxonomical conspectus of the Icelandic flora. — Acta Hort. Goth., 1956, vol. 20, N 4, p. 65—291. — *Löve A., Löve D.* Chromosome numbers of central and northwest European plant species. — Opera Bot. (Lund), 1961, vol. 5, p. 1—581. — *Löve A., Löve D.* Nomenclatural notes on arctic plants. — Bot. Not. (Lund), 1975a, vol. 128, N 4, p. 497—523. — *Löve A., Löve D.* Cytotaxonomical atlas of the arctic flora. Vaduz: J. Cramer, 1975b. 598 p. — *Mesicek J., Soják J.* Chromosome studies in Mongolian plants. — Preslia, 1972, vol. 44, N 4, p. 334—358. — *Meurman O.* The chromosome behavior of some dioecious plants and their relatives with special reference to the sex chromosomes. — Comm. Biol. Soc. Sci. Fenn., 1925, vol. 2, N 3, p. 1—105. — *Nurmi J.* Pohjannokkonen (*Urtica dioica* subsp. *sondenii*) Etelä—Suomessa. — Mem. Soc. Faun. Fl. Fenn., 1980, vol. 56, N 4, p. 127—132. — *Pólya L.* Chromosome numbers of some Hungarian plants. — Acta Geobot. Hung., 1949, vol. 6, N 2, p. 124—137. — *Rohwe-*

der H. Versuch zur Erfessung der mengenmässigen Bedeckung der Darss and Zingst mit poliploiden Pflanzen. — Planta, 1937, Bd 27, N 4, S. 501—549. — *Sharma A. K.* Annual report, 1967—1968. — Res. Bul. Univ. Calcutta (Cytogenetic Lab.), 1970, vol. 2, p. 1—50. — *Sorsa V.* Chromosomenzahlen Finnischer Kormophyten. I. — An. Acad. Sci. Fenn. (Biol.), 1962, Bd 58, S. 1—14. — *Strasburger E.* Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei Urticaceen. — Jahrb. Wissen. Bot., 1910, Bd 47, N 3, S. 245—288. — *Tischler C.* Die Bedeutungen der Polyploidie für die Verbreitung der Angiospermen, erläutert an den Aften Schleswig-Holsteins, mit Ausblicken auf andere Florengebiete. — Bot. Jahrb., 1934, Bd 67, S. 1—36. — *Trautvetter E. R.* Ueber die *Urticaceae* des Kiewschen Gouvernements. — Bul. Phys.-Math. Acad. Sci. (Pétersb.), 1855, t. 13, N 12, p. 187—191. — *Weddell H. A. Urticaceae.* — In: *De Candolle A. P.* Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis, vol. 16, pt. 1. Paris, 1869, p. 32—235. — *Weimarck H.* Skanes flora. Lund, 1963. 518 S. — *Woodland D. W., Bassett I. J., Crompton C. W.* The annual species of stiging nettle (*Hesperocnide* and *Urtica*) in North America. — Canad. J. Bot., 1976, vol. 54, N 3—4, p. 374—383. — *Woodland D. W., Bassett I. J., Crompton C. W., Forget S.* Biosystematics of the perennial North American taxa of *Urtica.* I. — Chromosome numbers, hybridization and palinology. — Syst. Bot., 1982, vol. 7, N 3, p. 269—281.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 28 IX 1983.

УДК 582.26 : 56 (118.1)

Бот. журн., т. 69, № 11

Е. Г. Лупикина, Л. М. Долматова

НОВЫЙ РОД *GLESERIA* (*BACILLARIOPHYTA*) ИЗ ПАЛЕОГЕНА КАМЧАТКИ

E. G. LUPIKINA, L. M. DOLMATOVA. A NEW GENUS *GLESERIA* (*BACILLARIOPHYTA*) FROM THE PALEOGENE OF KAMCHATKA

Приводятся описания нового рода *Gleseria* и вида *G. penzika* из эоцен-олигоценовых отложений с мыса Астрономического на Западной Камчатке.

При палеоальгологических исследованиях эоцен-олигоценовых отложений с мыса Астрономического на Западной Камчатке впервые обнаружена богатая и разнообразная флора диатомовых водорослей лагунного типа. В составе этой флоры доминирует представитель нового рода *Gleseria* Lupikina et Dolmatova. Исследование панцирей этого рода с помощью электронного микроскопа позволило дополнительно выявить ряд морфологических особенностей. С учетом полученных данных ниже приводится характеристика рода и его типового вида.

Род *Gleseria* Lupikina et Dolmatova gen. nov.[1] — Панцири цилиндрические, изогнутые по центральной оси, тонкостенные, с многочисленными вставочными ободками воротничкового и полукольчатого типов (рис. 1, *9* — см. вклейку); возможно, имеются поясковые ободки. Створки круглые или округлой формы, плоские, слабовыпуклые или слабовогнутые в средней части, иногда полусферические. Наружный рельеф их ровный, мелкобугристый или неправильно волнистый. Структура диска из пор, расположенных свободно, беспорядочно или образующих на отдельных участках короткие, неправильно волнистые или прямые радиальные ряды. По краю створок иногда имеются короткие, с закругленной вершиной соединительные «шипики» разной длины. Структура поясковой зоны из пор, ориентированных в ряды, параллельных центральной оси, на отдельных участках наклонных или расположенных беспорядочно, а также бесструктурных участков кольцевидной, полукольцевидной и х-образной формы. Споры цилиндрической и булавовидной формы.

Тип рода: *Gleseria penzhica* Lupikina et Dolmatova. Вымерший род. Эоцен—олигоцен, Западная Камчатка.

Видовой состав. Типовой вид.

---

[1] Работу на СЭМ типа MSM-5 фирмы «Akashi Seicacusio» проводил оператор В. Н. Филиппов, на рентгеноспектральном микроанализаторе Camebax — В. М. Чубаров.

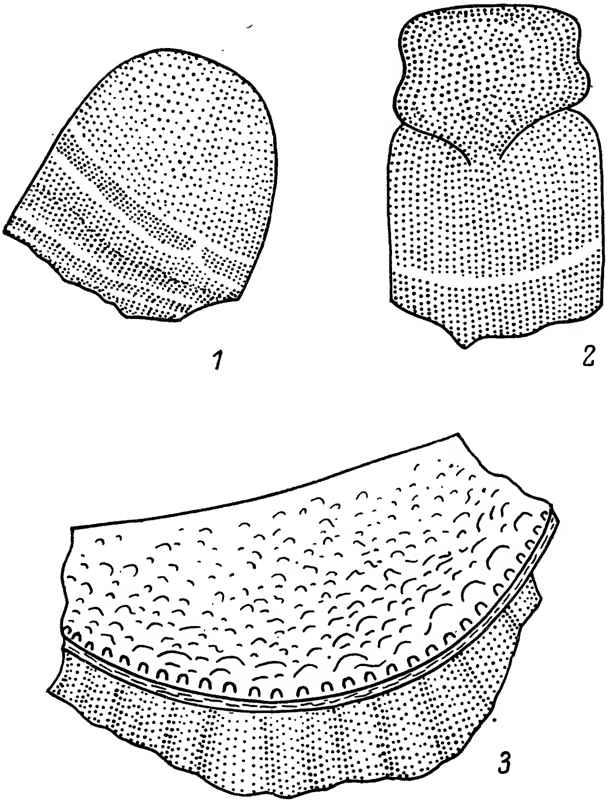


Рис. 2.

1, *2* — фрагменты панциря; *3* — фрагмент створки. Увел.: *1* — 900, *2* — 720, *3* — 810.

Сравнение. Новый род совмещает некоторые черты строения как представителей рода *Detonula* Schütt (форма панциря, вставочные ободки воротничкового типа, шипики по краю диска), так и представителей рода *Melosira* Ag. s. str. (форма панциря, наличие вставочных ободков, структура створок) и, вероятно, является предковым по отношению к ним. От рода *Detonula* отличается структурой створки, от *Melosira* — отсутствием сулькуса и псевдосулькуса, наружным рельефом створки, строением спор.

Примечание. По данным СМ, панцирь снаружи часто имеет облик мятой консервной банки, а внутренний контур его неправильно волнистый.

Изменчивость морфологических признаков *Gleseria penzhica*

Признак	Значения
Высота панциря, мкм	58—125
Диаметр створок, мкм	27—105
Высота створок, мкм	11—40
Число шипиков (в 10 мкм) по краю диска	2—6
Число вставочных ободков	15—32
Высота вставочных ободков, мкм	1.5—30
Число рядов пор на загибе (в 10 мкм)	20—23
Число рядов пор на вставочных ободках (в 10 мкм)	20—23
Число пор (в 10 мкм) в поясковой зоне	21—28
Длина спор, мкм	56—93
Диаметр спор, мкм	14—31
Число вставочных ободков у спор	14—20
Число рядов пор (в 10 мкм) на вставочных ободках спор	20—24

Примечание. Вид встречен в составе комплекса, где доминируют виды родов *Melosira* (*Aulacosira*), *Paralia* и субдоминируют представители родов *Tetracyclus* и *Eunotia*.

У некоторых створок загиб суживается и плавно переходит в высокую воронковидную «шейку»; реже шейка узкая, короткая с v-образным профилем и располагается близ края диска (рис. 2, *1—3*). По данным СЭМ, у некоторых экземпляров свободный край загиба створки и края вставочных ободков слабоволнистые или плавно согнуты в направлении центральной оси. Новый род, вероятно, следует включить в состав сем. *Soleniaceae* Schütt или сем. *Melosiraceae* Kützing.

Название роду дано в честь диатомолога З. И. Глезер.

***Gleseria penzhica* Lupikina et Dolmatova sp. nov.** Название вида от названия Пенжинской губы.

Характеристика вида полностью соответствует описанию рода (рис. 1, 2).

Тип: Центральная лаборатория Камчатского производственного геологического объединения, № 1145-12/67-2с (СЭМ, рис. 1, *2*), Западная Камчатка, мыс Астрономический; эоцен—олигоцен.

Распространение. Эоцен—олигоцен, Западная Камчатка, мыс Астрономический.

Материал. Западная Камчатка, мыс Астрономический. Панцири, створки, покоющиеся споры хорошей и удовлетворительной сохранности, «редко» — «в массе». Вид характеризуется сильной изменчивостью, которая проявляется в размерах панциря, форме створок, числе вставочных ободков, пор и рядов их на 10 мкм. Несмотря на большую изменчивость вида, постоянным остается характер структуры поясковой зоны (см. таблицу).

УДК 57.91 : 51+551.791+561.26

Бот. журн., т. 69, № 11

В. С. Пушкарь, А. М. Короткий, Б. И. Семкин

КЛАСТЕРНЫЙ АНАЛИЗ ФЛОРИСТИЧЕСКИХ И ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИХ ОПИСАНИЙ ИСКОПАЕМЫХ ДИАТОМОВЫХ СООБЩЕСТВ ГОЛОЦЕНА СИХОТЭ-АЛИНЯ

V. S. PUSHKAR, A. M. KOROTKY, B. I. SEMKIN.

CLUSTER ANALYSIS OF FLORISTIC AND PHYTOCOENOTIC DESCRIPTIONS OF FOSSIL DIATOM COMMUNITIES FROM THE HOLOCENE OF SIKHOTE-ALIN

С помощью кластерного анализа обрабатываются данные по ископаемым диатомовым сообществам оз. Алексеевского (Сихотэ-Алинь). Приводятся дендрограммы, построенные по методу средней связи для флористического состава и количественного обилия диатомей.

Выделены группы описаний диатомовых сообществ и дана характеристика внешних условий их существования.

Методы кластерного анализа нашли широкое применение при изучении динамики растительных сообществ, классификации растительности и в сравнительном анализе конкретных и парциальных флор (Василевич, 1972; Семкин, Комарова, 1980; Юрцев, Семкин, 1980; Шмидт, 1980). Однако данные методы еще не применяются при изучении климатогенных смен растительности в исторической геоботанике. Обычно динамика растительности в голоцене исследуется с помощью спорово-пыльцевых спектров, изображаемых в виде диаграмм. Использовать методы кластерного анализа для упорядочивания спорово-пыльцевых спектров затруднительно в связи с невозможностью в настоящее время определять по пыльце виды травянистых растений и некоторых деревьев. Сравнительно легче он может быть применен при диатомовом анализе. Диатомовые водоросли сохраняются в озерных илах, и их можно определить до видовых таксонов, а также количественно оценить их обилие. Беря пробы озерных осадков в колонке и определяя в них наличие видов диатомей и их численность, а затем сравнивая попарно эти пробы с помощью мер сходства, можно упорядочить совокупность проб в группы сходных объектов. Зная группы проб, возможно также установить границы в колонке, характеризующие резкие изменения флор и сообществ диатомовых водорослей.

Первые попытки выделить границы в колонке озерных осадков с помощью метода цепей Маркова дали положительные результаты (Цициашвили и др., 1977). При этом использовали 26 экологических признаков. В нашей работе предпринята попытка проанализировать образцы этой же озерной колонки (Цициашвили и др., 1977), но исходя только из данных по флористическому составу и численности диатомовых сообществ, т. е. обычных характеристик сообществ, используемых при сравнительных исследованиях в современной фитоценологии. В качестве меры сходства между флористическими описаниями использовалась мера Сёренсена—Чекановского

$$K(A, B) = \frac{2\sum_i \min(a_i, b_i)}{\sum_i a_i + \sum_i b_i},$$

где a_i — число створок диатомей i-го вида в первом описании, b_i — число створок i-го вида во втором описании; a_i и b_i для флористических описаний принимают только два значения 1 и 0 соответственно при наличии вида в пробе и его отсутствии.

Иерархическую классификацию производили методом средней (Sokal, Sneath, 1963; Айвазян и др., 1974) по программам для ЭВМ Мир-2 (Андреев, 1981). При интерпретации результатов использовали данные по спорово-пыльцевому анализу для указанной колонки и C^{14} — датирование (Короткий и др., 1976).

Материал и результаты обработки

Образцы донных илистых осадков были взяты в оз. Алексеевском, расположенном на горе Ольховой (1640 м над ур. м.) в средней части Сихотэ-Алиня. Оз. Алексеевское характеризуется резкими колебаниями уровня воды. Максимальная глубина при наивысшем уровне составляет 4.5 м. Колонка мощностью 35 см отобрана в северной наиболее мелководной части озера, где были вскрыты серые гумусированные алевриты с мелким щебнем коренных пород без видимой слоистости. Всего изучали 15 образцов, отобранных через 2.5 см. В целом в осадках обнаружена богатая флора, включающая 94 таксона. Сохранность створок диатомей хорошая, что позволило четко определить видовые и внутривидовые таксоны и дать им количественные оценки (табл. 1). Данные таблицы были обработаны по признаку наличия и отсутствия видов (флористические описания) и с учетом числа створок каждого вида.

Дендрограмма флористических описаний (рис. 1) показывает, что флора диатомовых водорослей достаточно сходна во всех рассматриваемых горизонтах разреза. При $\delta = 75\%$ только поверхностный образец 1 выпадает из группы других образцов. Однако все же можно разбить флористические описания на две группы: А (образцы 4—6, 11, 12) и Б (образцы 2, 3, 7—10, 13—15). Фитоценотические описания разбиваются также на две крупные группы, аналогичные группам, полученным на основе флористических описаний. Однако количественные признаки позволяют более детально произвести разбивку описаний и выделить 6 иерархически подчиненных подгрупп (рис. 2). В целом выделяются две большие группы: А (образцы 4—6, 11, 12) и Б (образцы 1—3, 7—10, 13—15). Группа А распадается на две подгруппы: $А_1$ (4—6) и $А_2$ (11, 12), а группа Б — на четыре: $Б_1$ (1), $Б_2$ (2, 3), $Б_3$ (7—10) и $Б_4$ (13—15). Подгруппы $Б_3$ и $Б_4$ более близки между собой, чем с подгруппой $Б_2$.

Обсуждение результатов

Для интерпретации результатов кластерного анализа необходимо привлечение данных по изменению климата в регионе на основе спорово-пыльцевых спектров осадков исследуемого озера, а также ряда признаков, характеризующих группы и подгруппы диатомей по отношению к факторам среды и биогеографическому распространению слагающих их видов. Климатическую ритмику в районе оз. Алексеевского определяли на основе спорово-пыльцевых спектров осадков данного озера (Короткий и др., 1976).

ТАБЛИЦА 1

Распределение створок диатомей в образцах донных осадков (в экз. на 250 полей зрения при увел. 800)

№ п. п.	Вид	№ образца														
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1	*Melosira italica* (Ehr.) Kütz.	10	9	10	2	0	1	8	7	10	12	0	0	19	20	17
2	*Cyclotella comta* (Ehr.) Kütz.	8	12	10	2	0	1	1	0	1	0	2	0	10	14	8
3	*Stephanodiscus astraea* (Ehr.) Grun.	2	6	4	0	0	1	7	6	7	7	0	0	2	6	3
4	*Tabellaria flocculosa* (Roth) Kütz.	30	44	41	28	23	27	38	41	44	41	30	28	41	38	40
5	*Tetracyclus rupestris* (A. Br.) Grun.	9	17	17	16	12	9	10	7	8	4	9	6	15	10	12
6	*Meridion circulare* (Grev.) Ag.	8	19	10	2	0	4	10	10	11	8	1	2	14	14	13
7	*M. circulare* var. *constrictum* (Ralfs) V. H.	2	10	11	1	0	2	8	10	15	12	3	0	7	6	8
8	*Diatoma anceps* (Ehr.) Kirchn.	6	7	7	1	0	1	7	7	5	5	0	2	5	5	5
9	*D. elongatum* (Lyngb.) Ag. var. *tenue* (Ag.) V. H.	7	6	0	1	0	1	8	9	7	7	4	5	3	3	3
10	*D. hiemale* (Lyngb.) Heib.	0	5	5	8	2	4	4	5	4	7	9	10	4	3	5
11	*D. vulgare* Bory	4	3	4	0	0	3	7	6	9	9	7	3	9	10	7
12	*Fragilaria brevistriata* Grun.	0	16	18	4	2	1	15	14	14	17	4	2	9	8	10
13	*F. capucina* Desm.	0	23	25	10	5	6	16	19	21	13	5	1	15	17	14
14	*F. construens* (Ehr.) Grun. var. *venter* (Ehr.) Grun.	16	6	7	5	7	8	15	14	14	10	5	3	14	12	8
15	*F. nitzschioides* Grun.	0	6	8	1	0	0	6	7	9	8	0	0	6	6	8
16	*F. pinnata* Ehr.	34	31	30	19	13	17	35	36	30	28	10	10	29	31	32
17	*F. rumpens* (Kütz.) Carlson	8	10	10	5	1	4	8	10	8	8	2	0	11	11	10
18	*F. virescens* Ralfs	0	5	6	6	2	2	7	6	5	3	2	2	7	8	5
19	*F. virescens* var. *elliptica* Hust.	7	3	2	2	2	3	3	5	5	3	2	0	5	5	3
20	*Synedra ulna* (Nitzsch.) Ehr.	10	1	2	2	0	7	16	20	18	15	3	1	10	11	10
21.	*S. vauchiridae* Kütz.	4	7	8	0	0	1	4	7	4	4	0	0	7	7	3
22	*Synedra* sp. (уродливые формы)	2	0	0	4	10	3	0	0	0	0	7	1	1	1	0
23	*Eunotia lunaris* (Ehr.) Grun.	4	3	1	3	13	10	4	3	3	1	8	11	7	7	5
24	*E. praerupta* Ehr.	3	6	3	6	21	10	5	2	2	1	15	20	3	1	5
25	*E. praerupta* var. *bidens* (W. Sm.) Grun.	0	0	0	1	3	3	1	1	1	2	9	8	1	1	3
26	*E. praerupta* var. *inflata* Grun.	2	1	1	2	2	1	1	1	0	0	3	7	1	1	1
27	*E. suecica* A. Cl.	0	0	1	3	4	1	0	0	0	0	11	10	2	2	0
28	*E. tenella* (Grun.) Hust.	0	0	0	6	17	1	3	1	0	0	7	11	1	0	2
29	*E. valida* Hust.	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	6	6	0	0	0

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

№ п. п.	Вид	№ образца														
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
30	*E. veneris* (Kütz.) O. Müll.	0	1	0	1	2	1	2	2	0	0	0	3	2	1	1
31	*Achnanthes austriaca* Hust. var. *helvetica* Hust.	0	3	4	1	0	1	3	1	2	1	0	3	3	1	0
32	*A. conspicua* A. Mayer	4	6	10	6	2	3	10	9	8	0	0	0	9	8	6
33	*A. conspicua* var. *brevistriata* Hust.	2	4	7	1	0	1	6	4	4	0	0	0	6	3	4
34	*A. kryophila* Boye.	61	51	50	72	68	68	41	40	40	38	50	51	37	38	40
35	*A. levanderi* Hust.	0	0	4	0	0	4	3	1	1	4	0	0	1	0	2
36	*A. marginatula* Grun.	0	3	8	0	1	4	3	0	0	2	0	0	1	0	2
37	*A. minitissima* Kütz. var. *cryptocephala* Grun.	20	17	14	20	19	13	16	16	11	15	10	14	7	10	8
38	*A. nodosa* A. Cl.	8	3	7	6	7	7	9	2	2	4	2	0	2	3	5
39	*Diploneis ovalis* (Hilse) Cl.	0	7	11	0	0	0	4	3	6	5	0	0	2	4	6
40	*Stauroneis anceps* Ehr.	0	3	9	3	2	3	4	4	3	5	3	0	8	7	8
41	*S. phoenicenteron* Ehr.	0	1	4	0	0	1	4	3	3	1	0	2	3	3	6
42	*Navicula bacilliformis* Grun.	7	0	1	0	0	1	8	2	0	0	0	1	0	0	0
43	*N. bacillum* Ehr.	0	0	2	1	6	7	4	1	0	0	3	3	0	0	0
44	*N. cryptocephala* Kütz.	0	0	2	4	3	3	0	0	0	0	0	1	0	0	0
45	*N. cryptocephala* var. *intermedia* Grun.	0	7	10	3	3	4	0	0	0	2	0	1	0	0	0
46	*N. cryptocephala* var. *veneta* (Kütz.) Grun.	1	0	3	2	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0
47	*N. gracilis* Ehr.	3	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0
48	*N. mutica* Kütz.	0	0	1	2	2	2	0	0	0	4	2	3	0	0	0
49	*N. perpusilla* Grun.	0	0	3	0	0	2	0	0	0	0	1	1	0	0	3
50	*Navicula protracta* Grun. var. *subcapitata* Woronichin	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	1	1	0	0	0
51	*N. pupula* Kütz. var. *rectangularis* (Greg.) Grun.	12	10	8	2	8	8	5	0	0	3	8	8	0	0	2
52	*N. lanceolata* (Ag.) Kütz.	30	20	20	15	10	11	20	27	26	30	8	12	31	30	26
53	*N. rhynchocephala* Kütz.	0	0	0	0	1	1	0	6	4	5	3	2	0	0	2
54	*N. semen* Ehr.	0	0	0	0	1	2	0	0	0	1	3	3	0	0	0
55	*N. verecunda* Hust.	0	0	0	1	5	1	0	0	0	1	6	4	0	0	0
56	*Pinnularia borealis* Ehr.	1	3	8	6	12	9	6	3	2	2	10	17	1	1	2
57	*P. brevicostata* Cl.	0	0	0	1	3	2	0	0	1	1	2	2	0	0	2
58	*P. divergentissima* (Grun.) Cl.	0	2	1	5	8	7	3	7	4	2	6	8	3	2	4
59	*P. gibba* Ehr.	0	2	0	2	0	0	0	0	2	2	2	3	0	1	2
60	*P. gibba* var. *linearis* Hust.	0	1	1	1	2	4	0	0	0	1	0	2	0	1	2
61	*P. lata* (Breb.) W. Sm.	0	3	5	10	12	8	3	0	1	1	10	11	0	1	2

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

№ п. п.	Вид	№ образца														
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
62	*P. leptosoma* (Grun.) Cl. f. *robusta* Schirschow	4	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	3
63	*P. major* (Kütz.) Cl.	0	0	5	9	12	4	2	3	2	7	12	14	0	0	0
64	*P. mesolepta* (Ehr.) W. Sm.	0	0	2	0	0	2	0	0	2	3	2	2	0	2	1
65	*P. microstauron* (Ehr.) Cl. f. *biundulata* O. Müll.	20	18	15	25	23	19	10	7	10	10	20	20	7	11	8
66	*P. microstauron* var. *brebissoni* (Kütz.) Hust.	10	6	0	9	8	11	9	8	8	9	11	12	7	7	4
67	*P. molaris* Grun.	2	0	0	5	6	7	0	0	0	0	2	0	1	0	3
68	*P. streptoraphe* Cl.	0	1	0	7	7	3	0	0	0	0	8	8	1	2	1
69	*P. viridis* (Nitzsch.) Ehr.	1	0	3	7	6	8	3	0	2	4	11	8	0	0	1
70	*P. viridis* var. *fallax* Cl.	10	3	8	20	20	15	3	0	2	4	17	21	4	2	2
71	*P. viridis* var. *leptogongyla* (Ehr? Grun.) Cl.	0	0	0	1	0	2	0	0	1	2	7	7	0	0	0
72	*P. viridis* var. *semicruciata* Grun.	3	0	0	7	5	8	0	0	1	3	3	1	0	1	2
73	*Neidium affine* (Ehr.) Cl.	3	2	3	8	8	7	5	3	5	1	8	11	3	4	0
74	*Neidium bisulcatum* (Lagrst.) Cl.	6	5	1	6	2	3	7	5	8	8	6	3	7	5	2
75	*N. bisulcatum* f. *undulatum* O. Müll.	18	11	2	4	0	6	10	10	10	9	3	1	7	10	8
76	*N. iridis* (Ehr.) Cl.	15	8	5	9	3	0	5	6	12	10	6	5	10	11	13
77	*N. iridis* f. *vernale* Reich.	10	7	0	1	0	0	0	3	5	6	3	0	8	9	3
78	*Caloneis amphisbaena* (Bory) Cl.	3	0	1	4	2	2	3	3	2	3	3	6	2	2	2
79	*C. schumanniana* (Grun.) Cl.	1	0	0	3	1	6	0	1	4	4	2	0	7	8	8
80	*C. silicula* (Ehr.) Cl.	7	4	0	2	0	0	2	4	3	5	0	0	5	3	4
81	*C. silicula* var. *alpina* Cl.	4	1	1	3	1	0	2	4	3	2	1	3	4	4	2
82	*Cymbella affinis* Kütz.	1	0	1	3	2	2	0	3	1	1	2	1	1	1	0
83	*C. cuspidata* Kütz.	1	0	1	0	0	0	0	1	1	2	2	0	1	0	2
84	*C. gracilis* (Rabh.) Cl.	1	0	0	2	4	1	0	0	3	8	4	2	1	1	8
85	*C. hebridica* (Greg.) Grun.	0	2	2	15	20	18	2	4	1	1	18	20	2	0	0
86	*C. perpusilla* A. Cl.	0	1	2	1	6	2	1	1	3	6	5	3	3	4	6
87	*C. turgida* (Greg.) Cl.	10	7	1	4	0	0	6	3	6	2	4	4	6	6	10
88	*C. ventricosa* Kütz.	3	0	2	20	20	17	10	8	8	7	12	16	10	8	11
89	*Gomphonema acuminatum* Ehr. var. *turris* (Ehr.) Cl.	3	0	0	0	0	0	7	3	3	5	3	0	3	3	3
90	*G. angustatum* (Kütz.) Rabh.	4	1	0	0	0	0	8	4	7	7	3	0	1	2	2
91	*G. angustatum* var. *productum* Grun.	13	7	6	10	12	12	3	2	0	3	10	13	10	8	10
92	*G. longiceps* Ehr. var. *montanum* (Schum.) Cl.	0	2	0	2	8	9	2	1	3	2	7	7	3	2	2
93	*Hantzschia amphioxys* (Ehr.) Grun.	0	2	0	1	7	8	0	0	0	1	8	7	1	0	0
94	*Nitzschia frustulum* (Kütz.) Grun.	10	9	2	5	0	2	8	12	9	7	3	0	10	10	7

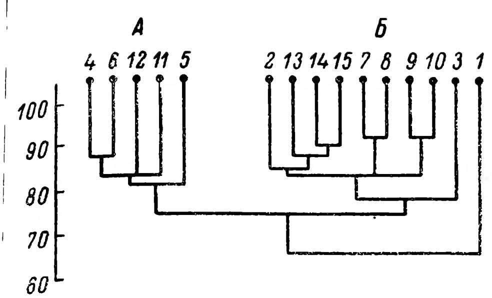


Рис. 1. Дендрограмма флористических описаний диатомовых сообществ.

Здесь и на рис. 2: *1—15* — номера образцов; *А* и *Б* — группы образцов, общая характеристика которых приводится в тексте. *На оси ординат* — шкала сходства, %.

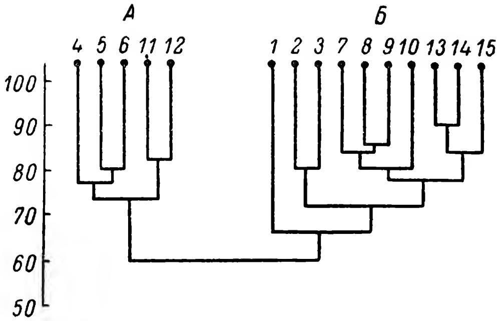


Рис. 2. Дендрограмма фитоценотических описаний диатомовых сообществ.

В нижней части разреза (образцы 15—12)[1] в спектрах отмечается обилие пыльцы широколиственных пород, представленных родами *Ulmus*, *Juglans*, *Quercus*, *Tilia*, *Corylus*, *Carpinus* (в сумме до 28%) при весьма малом содержании темнохвойных (*Picea*, *Abies* — до 5—8%) и преобладании *Pinus koraiensis* Siebold et Zucc. Такой спектр, сопоставляемый с оптимальным климатом голоцена, соответствует развитию кедрово-елово-широколиственной тайги на месте современной гольцовой зоны.

В образцах 11—10 в спорово-пыльцевых спектрах отмечаются уменьшение содержания пыльцы широколиственных пород и даже исчезновение наиболее термофильных видов на фоне возрастания пыльцы представителей секции *Picea* рода *Picea*. Такой состав пыльцы сопоставляется с развитием темнохвойной елово-пихтовой тайги, соответствующей более прохладному и влажному климату на рубеже атлантика—суббореала (C^{14}-дата: 4470±250 лет). В комплексе, выделенном из образцов *9—5*, наблюдается увеличение пыльцы термофильных широколиственных пород на фоне преобладания пыльцы представителей секции *Omorica* рода *Picea* и *Pinus koraiensis*. Такой комплекс сопоставляется с общим улучшением климатической обстановки в середине суббореального периода голоцена. Новое ухудшение условий существования растительных сообществ фиксируется в образцах 4—3, в которых наблюдается почти полное исчезновение пыльцы широколиственных и преобладание пыльцы представителей секции *Omorica* и *Picea* рода *Picea* с некоторым уменьшением пыльцы *Pinus koraiensis*. Увеличение пыльцы представителей подрода *Haploxylon* рода *Pinus*, соответствующее широкому распространению *Pinus pumila* (Pall.) Regel, вероятно, связано с появлением гольцовой растительности в верхнем поясе гор. Верхний спорово-пыльцевой комплекс (образцы 1—2) характеризуется присутствием небольшого количества пыльцы широколиственных пород на фоне общего преобладания пыльцы темнохвойных. Такое изменение в составе на фоне общего похолодания климата сочетается с его потеплением в середине субатлантики (C^{14}-дата: 970±25 лет).

Сопряженный анализ пыльцы и диатомей позволяет достаточно четко увязать изменение в составе диатомового комплекса с климатическими флуктуациями в среднем—позднем голоцене.

Климатически оптимальным фазам соответствует неглубокое озеро с хорошо выраженной пелагиалью и богатое питательными веществами. Похолодания климата вызывают развитие на этом уровне снежников и наледей, длительное замерзание (а иногда и промерзание) водоема, резко сокращающего вегетационный сезон.

Комплексы диатомей характеризовались 26 экологическими признаками (табл. 2).[2] Эти признаки мы объединили в 7 типов: 1) отношение к NaCl, 2) образ

---

[1] Нумерация образцов в работе А. М. Короткого с соавторами (1976) совпадает с нашей.

[2] Основные данные по экологии диатомей взяты из работы Г. Ш. Цициашвили и др. (1977), где также указаны и основные источники информации.

ТАБЛИЦА 2

Экологическая характеристика диатомей (порядковые номера соответствуют номерам в табл. 1)

№ п. п.	Экологические типы и признаки																									
	S, р. р. т.			биотоп				pH					Ca^{++}, мг/л			O_2, мг/л			HCO_3^-, мг/л			Ареал				
								≤ 5.5	≤ 7	~ 7	≥ 7	> 8	0—20	<20<	> 20	0—25	25—35	> 35	0—60	60—120	> 120					
	галофиты	индифференты	галофобы	планктон	бентос	эпифиты	почвы	ацидобионты	ацидофилы	индифференты	алкалифилы	алкалибионты	кальцефобы	индифференты	кальцефилы	олигогумозные	мезогумозные	полигумозные	олиготрофные	мезотрофные	эвтрофные	альпийские	арктобореальные	североборельные	южно-бореальные	широко распространенные
1	+	+		+							+				+	+					+			+	+	
2		+		+							+				+	+					+					+
3		+		+							+				+	+					+				+	
4			+			+			+	?				+		+		+	+	+				+		
5			+		+	+					+			+	?	+					+		?	+		
6			+			+					+				+	+					+	+		+		
7			+			+					+				+	+					+	+		+		
8			+			+				?	+				+		+			+				+	+	
9	+					+					+				+	+					+			+		
10			+			+				+				?	+	+					+	+	?	+		
11		+			+	+					+			+		?	+			+	?					+
12		+		+		+					+				+	+					+			+		?
13	+	?		+		?					+				+	+					+					+
14	+			+		+					+			+		+				+				+		?
15		+	?	+		+					+			+		+					+					?
16	+	+		+		+					+				+	+				+				+		
17		+		+		+				+		+			+	+					+			+		
18			+	+		+				+				+		+					+			+		
19	+	?		+		+				+				+		+					+			+		
20	+	+			+	+					+				+	+			+	+	+			+	+	
21		+				+					+				+	+					+					+
22	Нет данных по экологии																									
23		+	?		+	+				+				+				+	+		+			?		+
24			+		+	+		+	+				+					+	+		+	+	+			
25			+		+	+			+				+					+	+		?	+	+			
26			+		+	+		+	+				+					+	+		?	+	+			
27			+		+	+			+				+					+	+		?	+	+			
28			+		+	+			+				+			?		+	+		+		+			

29			+		+	+			+				+					+	+		+	+	?	+		
30			+		+	+			+				+			?		+	+		+	+		+		
31		+				+					+			+		+					+	+				
32		+				+						+			+	+					+	+		+		
33	+					+						+			+	+					+					+
34		+				+				+				+		+				?	+	+	+			
35		+				+				+				+		+				?	+	+		+		
36		+				+					+			+		+					+	+		+		
37		+				+					+			?	+	+					+					+
38		+				+				+				+			+			+		+		+		
39	+	?			+					?	+			+				+	+							+
40		?	+		+					+			+	?				+	+						+	
41		+			+					+			+	?				+	+						+	
42		+			+						+			+			+			+						+
43		+			+					?			+					+	?	+						+
44	+				+	+					?	+		+		+				+						+
45	+			+	+						+			+			+			+						+
46	+				+	+					?	+		+		+	?			+						+
47	+				+	+				+				+		+		+	+		+					+
48	+				+		+			+			+					+	+	+				+		
49		+			+					+				+			+			+	+					+
50	+				+					+				+			+			+	+			+		
51		+			+					+				+				+	+	+	+	?		+		
52		+		?	+							+			+	+		+	?	+	+			+		
53	+				+						+			+			+			+				+		?
54			+		+						+				+	+					+			+		
55		+			+					+				+			+			+				+		
56			+		+		+		+				+					+	+	+	+		+			
57		+			+				+				+					+	+					+		
58		+			+					+			+	?				+	+			+		+		
59		+			+					+			+			+		+	+					+		
60		+			+					+			+			+		+	+					+		
61			+		+				+	+			+					+	+				+			
62		?	+		+					+			+	?				+	+					+		
63		+			+					+				+		+		+	+					+		
64		+	?		+					+			+					+	+							+
65		+			+					+			+	?				+	+		?	?		+		
66		+			+					+			+	?				+	+		?			+		
67			+		+		+			+			+					+	+	+	+					+
68		+			+					+			+					+	+				+	+		
69	?	+			+					+			+	+				+	+					+		
70		+			+					+			+	?				+	+				+			
71		+			+					+			+	?				+	+					+		
72		+			+					+			+	?				+	+					+		
73		+			+						+				+	+	+			+	+		+			

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

№ п. п.	Экологические типы и признаки																									
	S, р. р. т.			биотоп				pH					Ca++, мг/л			O₂, мг/л			HCO_3^-, мг/л			Ареал				
								⩽ 5.5	⩽ 7	~ 7	⩾ 7	> 8	0—20	<20<	> 20	0—25	25—35	> 35	0—60	60–120	> 120					
	галофиты	индифференты	галофобы	планктон	бентос	эпифиты	почвы	ацидобионты	ацидофилы	индифференты	алкалифилы	алкалибионты	кальцефобы	индифференты	кальцефилы	олигогуммозные	мезогуммозные	полигуммозные	олиготрофные	мезотрофные	эвтрофные	альпийские	арктобореальные	северобореальные	южно-бореальные	широко распространенные
74		+			+	?				+					+		+			?	+	+		+		
75		+			+					+					+		+				+	+		+		
76			+		+						+				+	+					+	+		+		
77			+		+						+				+	+					+			+		
78	+				+						+				+	+					+			+		
79		+			+							+			+	+					+			+		?
80		+	?		+						+				+	+					+			+		
81	+				+						+				+	+					+			+		
82		+				+					+			+			+			+				+		?
83		+				+				+				+			+			+				+		
84		+				+				+				+			+	?		+		+		?		
85		+				+			+				+			+		+	+			+	+			
86			+			+			+				+					+	+			+		+		
87		+				+						+			+	+				+				+	+	
88		+				+				+				+			+			+	?			+		
89	+					+					+			+		+					+					+
90	+	?				+					+			+			+			+	?					+
91		+				+					+			+			+			+	?	+		+		
92		+				+				+				+			+			+				+		
93		+				+	+			+				+		+	+	+	+	+	+			+		
94	+						+				+			+		+	+	+			+					+

жизни, 3) отношение к pH, 4) отношение к Ca^{++}, 5) отношение к растворенному O_2 (гуммозность), 6) отношение к HCO_3^- (трофичность), 7) биогеографическое распространение. Комбинации этих признаков позволяют выделить в толще осадков три комплекса диатомей, чередование которых увязывается с палеоклиматической обстановкой и историей развития озерного водоема:

I — планктонные галофильные и индифферентные диатомеи, характерные для водоемов олигогуммозного и эвтрофного типов с повышенным содержанием ионов Ca^{++};

II — псевдопланктонные галофильные и индифферентные эпифиты, характерные для олиго- и мезогуммозных водоемов;

IIIА — бентические диатомеи, индифферентные по галобности, обитающие в мезо- и олигогуммозных водоемах эвтрофного типа;

IIIБ — бентические диатомеи, галофобы и кальцефобы ацидофильного облика, характерные для полигуммозных олиготрофных водоемов.

Используя вышеприведенные данные, можно дать следующие интерпретации выделенным кластерам при математической обработке.

По флористическому составу диатомеи, обнаруженные в донных осадках оз. Алексеевского, разделяются на две группы: А (образцы 4—6, 11, 12) и Б (образцы 2, 3, 7—10, 13—15).

Первая группа (А) диатомей характеризуется в основном бентическими голофобами, развивающимися в полигуммозных олиготрофных водоемах. По своей биогеографической природе — это аркто- и североборeальные диатомеи, свойственные также высокогорным водоемам. Наиболее обычными видами этой группы являются *Tabellaria flocculosa*, *Eunotia lunaris*, *E. tenella*, *E. praerupta*, *E. suecica*, *Achnanthes kryophila*, *Navicula bacillum*, *N. cryptocephala*, *N. verecunda*, *Pinnularia lata*, *P. borealis*, *P. microstauron*, *P. molaris*, *P. viridis* var. *fallax*, var. *leptogongyla*, *P. streptoraphe*, *Cymbella hebridica*, *C. ventricosa*, *Gomphonema longiceps* var. *productum*, *Hantzschia amphioxys*.

К этому следует добавить, что диатомеи выделенной группы предпочитают водоемы с низкими значениями pH (ацидофильная категория) и низкими температурами (менее 8—10 °С) в период вегетации для нормального развития.

Вторая группа (Б) диатомей представляет бентические и планктонные виды, обитавшие в мезо- и эвтрофных олигогуммозных водоемах. По своей экологии это алкалифилы ($pH > 7$), кальцефилы широкого географического распространения с периодом вегетации в весенние и летние месяцы, когда вода достаточно прогрета (свыше 10—15 °С). Наиболее характерными представителями являются *Melosira italica*, *Cyclotella comta*, *Stephanodiscus astraea*, *Meridion circulare*, *Diatoma anceps*, *D. elongatum*, *Fragilaria brevistriata*, *F. capucina*, *F. pinnata*, *Synedra ulna*, *Achnanthes conspicua*, *Navicula lanceolata*, *Neidium iridis*, *Caloneis schumanniana*, *Nitzschia frustulum*.

По фитоценотическим описаниям обнаруженные в осадках диатомеи разбиваются также на две группы, идентичные полученным при флористическом анализе. Однако анализ количественного распределения видов позволяет провести более детальную разбивку.

Первая группа (А) диатомей подразделяется на две подгруппы: $А_1$ — образцы 4—6 и $А_2$ — 11—12. Общая характеристика этих подгрупп приведена выше. Различие состоит в том, что подгруппа $А_1$ характеризуется меньшей численностью ацидофильных элементов (10 против 43.8%) и большей кальцефильных (10 и 0%). Численность диатомей эвтрофных водоемов в первом случае — 30, во втором — 18%, галофилы — соответственно 10 и 0%, холодноводные (стенотермные) — 10 и 50%.

Вторая группа (Б) разбивается на четыре подгруппы: $Б_1$ — образец *1*, $Б_2$ — образцы 2—3, $Б_3$ — образцы *7—10*, $Б_4$ — образцы 13—15. Общая характеристика этих подгрупп дана выше. Различие между подгруппами выражено в основном не в таксономическом составе, а в количественных связях между видами, поэтому нагляднее привести таблицу экологических различий (табл. 3).

Восстанавливая историю развития оз. Алексеевского, можно по фитоценотическим данным выделить следующие этапы:

I (образцы 13—15) — эвтрофный олигогуммозный неглубокий водоем с вы-

ТАБЛИЦА 3

Сравнительная характеристика кластеров диатомовых сообществ, %

№ образца	Комплекс							
	ацидофилы	индифференты	алкафилы	кальцефобы	кальцефилы	планктон	бентос	южно-бореальные
2, 3	0	25	62.5	12.5	75	25	50	12.5
7—10	8.3	8.3	8.3	0	75	41.7	8.3	25
13—15	0	21.1	62.1	0	67.4	42.1	26.3	25.3

раженной пелагиалью и pH > 7. Датируется по спорово-пыльцевому анализу и флоре диатомей атлантиком;

II (образцы 11—12) — обмеление и заторфовывание озера, pH $\leqslant 7$. Похолодание климата на границе атлантика—суббореал. Появление первых признаков дистрофного водоема. Угнетение флоры диатомей и сокращение сроков вегетации обусловлено длительным ледовым режимом;

III (образцы 7—10) — новое обводнение и образование пелагиали при потеплении климата в суббореальное время, pH $\geqslant 7$. Водоем богат питательными веществами (эвтрофный тип);

IV (образцы 4—6) — новая волна похолодания и обмеление озера. Водоем приобретает полигуммозный характер, pH$\sim$7. Выражены признаки обеднения водоема питательными веществами;

V (образцы 1—3) — относительное потепление субатлантического времени. Пелагиаль слабо выражена. Водоем эвтрофный, pH $\geqslant 7$.

Таким образом, кластерный анализ флористических и фитоценотических описаний ископаемых диатомей оз. Алексеевского позволил выделить иерархию групп сообществ, соответствующих определенным условиям среды. Эти группы сообществ определенно сопоставляются с отдельными этапами развития озера, обусловленными изменениями климата в регионе (средний—верхний голоцен). Результаты хорошо увязываются с данными спорово-пыльцевого анализа и подтверждаются C^{14}-датированием, а также не противоречат выводам, полученным ранее на основе метода цепей Маркова. В то же время методы кластерного анализа менее сложны по сравнению с последними и более доступны для широкого круга ботаников.

Следовательно, кластерный анализ флористических и фитоценотических описаний диатомей совместно с изучением экологических групп применим к рассматриваемым объектам и дает удовлетворительные результаты.

Авторы выражают благодарность Е. Л. Петуховой и Т. П. Кочиркевич за обработку материала на ЭВМ.

ЛИТЕРАТУРА

Айвазян С. А., Бежаева З. И., Староваров О. В. Классификация многомерных наблюдений. М.: Статистика, 1974. 240 с. — *Андреев В. Л.* Классификационные построения в экологии и систематике (набор типовых программ для ЭВМ Мир-2). (Препринт). Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1981. 78 с. — *Василевич В. И.* Количественные методы изучения структуры растительности. — В кн.: Итоги науки и техники, сер. Ботаника, т. 1. М.: ВИНИТИ, 1972, с. 7—83. — *Короткий А. М., Караулова Л. П., Пушкарь В. С.* Климат и колебания вертикальных ландшафтных зон Сихотэ-Алиня в голоцене. — В кн.: Геоморфология и четвертичная геология Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1976, с. 112—129. — *Семкин Б. И., Комарова Т. А.* Методика использования мер включения при изучении вторичных сукцессий (на примере послепожарных сообществ Южного Сихотэ-Алиня). (Препринт). Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1980. 56 с. — *Цициашвили Г. Ш., Мездрич Б. М., Пушкарь В. С.* Математическое моделирование слоистых геологических образований. — Геол. и геофиз., 1977, № 5, с. 89—99. — *Шмидт В. М.* Статистические методы в сравнительной флористике. Л.: Изд-во ЛГУ, 1980. 176 с. — *Юрцев Б. А., Семкин Б. И.* Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 12, с. 1706—1718. — *Sokal R. R., Sneath P. M. A.* Principles of numerical taxonomy. San Francisco; London: Freeman, 1963. 359 p.

Тихоокеанский институт географии ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 5 III 1983.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 582.542.1

Е. Б. Алексеев

НОВЫЕ ТАКСОНЫ РОДА *FESTUCA* (*POACEAE*) ИЗ КОЛУМБИИ И ЭКВАДОРА

E. B. ALEXEEV. NEW TAXA OF THE GENUS *FESTUCA* (*POACEAE*) FROM COLOMBIA AND ECUADOR

Описаны 9 новых видов и новая секция рода *Festuca* из Колумбии и Эквадора: 2 широколистных из подрода *Subulatae* и 7 узколистных из подрода *Festuca*.

Род *Festuca* L. в Колумбии и Эквадоре является, вероятно, одним из наименее изученных родов злаков. Критические работы по систематике овсяниц этого богатейшего во флористическом отношении региона Южной Америки единичны (Bonpland e. a., 1815; Sodiro, 1889; Saint-Yves, 1927; Hitchcock, 1927; Swallen, 1948), и все они основаны на очень скудном, нередко фрагментарном материале. Приводимые ниже новые таксоны выявлены в результате критической ревизии обширного материала из гербариев Стокгольма (S), Вашингтона (US), Берлина (B), Кью (K), Вены (W), Праги (PR) и Ленинграда (LE), среди которого были типовые экземпляры всех описанных ранее овсяниц Колумбии и Эквадора.

Subgen. *Subulatae* (Tzvel.) E. Alexeev, 1977, Бюлл. Моск. общ. исп. прир. отд. биол. 82, 3 : 96.

Typus: *F. subulata* Trin.

Sect. *Subulatae* Tzvel. 1971, Бот. журн. 56, 9 : 1253.

Typus: *F. subulata* Trin.

Весьма примитивные широколистные виды этой секции распространены преимущественно в Восточной Азии и Америке.

F. flacca Hack. ex E. Alexeev sp. nov.; Hack. ex Sodiro, 1889, Anal. Univ. Quito (Gram. Ecuator.): 10, nom. nud. — *F. ulochaeta* auct. non Nees ex Steud.: Hitchc. 1927, Contr. US Nat. Herb. 24, 8: 321, p. p. quoad pl. Ecuador. (рис. 1, *a*—*e*). — Planta rhizomatosa, innovationibus extravaginalibus praedita. Vaginae foliorum usque ad basin fissae, in fibras longitudinales non solutae, leves vel subleves. Articulationes vaginali-laminares exauriculatae. Ligulae membranaceae, eciliatae, plus minusve laceratae, 2—4.5 mm lg. Laminae foliorum virides, planae, 4—9 mm lt., usque ad 25—40 cm lg., multinerves, utrinque scabrae, supra ecostatae, fasciculis sclerenchymaticis utrinque cum nervis conjunctis, cellulis bulliformibus instructae. Culmi leves, usque ad 110—150 cm alti, 2—4 mm in diam., 3—8-nodes, nodis nudis, nodo superiore supra medium culmi sito. Paniculae diffusae, 20—30 cm lg., ramulis sublevibus, ramificantibus, multispiculatis, 10—15 cm lg. Spiculae virides vel griseo-virides, 3—4-florae, lanceolatae, 7—9 mm lg. Glumae angustissimae, subulatae, leves, coriaceo-membranaceae, ambae uninerves, inferiores 1.2—2.5 mm lg., superiores 2.3—3.5 mm lg. Lemmata lanceolata, dorso apice tantum scabriuscula, 5-nervia, 4.5—5.5 mm lg., apice integra, in aristam 6—12 mm lg. producta. Paleae apice bidenticulatae, secus carinas usque ad basin scabrae. Antherae 0.9—1.2 mm lg. Ovarium apice breviter hispidulum. Caryopsis paleis adhaerens, ventre excavata, macula hilari usque ad $^2/_3$ caryopsidis longitudinis aequante.

Typus: Ecuador, Pichincha, in silv. super. pr. p. Tablahungi, 1887, n° 36/11, A. Sodiro (W, cum isotypo).

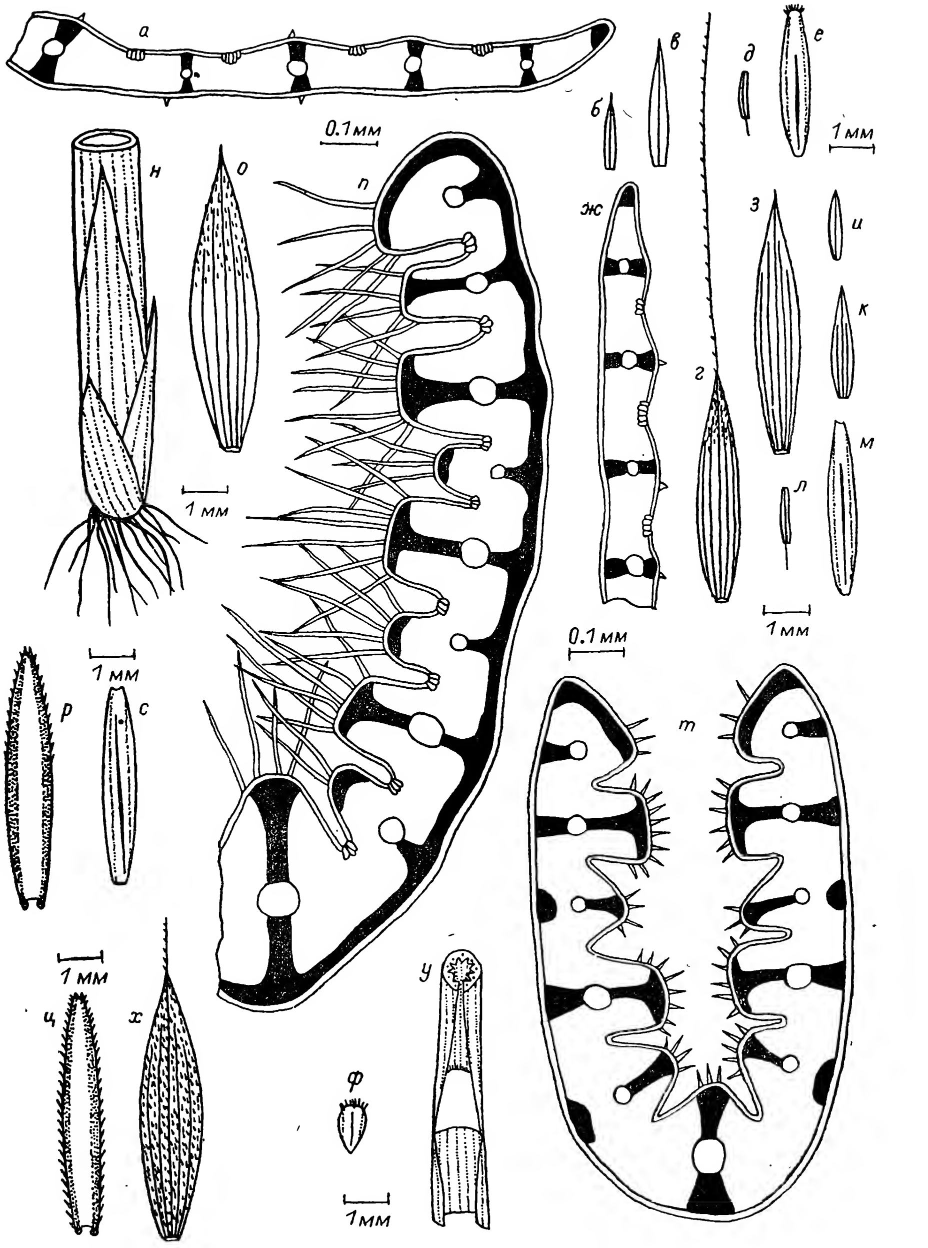


Рис. 1. *Festuca flacca* (*а—е*), *F. sodiroana* (*ж—м*), *F. colombiana* (*н—с*), *F. azucarica* (*т—ц*).
а, ж, п, т — схемы анатомического строения пластинок листьев на поперечных срезах; *б, и* — нижние, *в, к* — верхние колосковые, *г, з, о, х* — нижние цветковые чешуи; *д, л* — тычинки; *е, м, с* — зерновки; *н* — основание побега с катафиллами; *р, ц* — верхние цветковые чешуи; *у* — влагалищно-пластиночное сочленение, *ф* — завязь.

Specimina examinata: typus et isotypus (l. c.); Iter Regnell. quartum, Flora aequatoriensis: prov. Leon, Cotopaxi, thicket, 3550 m, 23 V 1939, n° 6359, E. Asplund (S), prov. Imbabura, lake Cuicocha, Islote Chica, 3150 m, 29 VI 1939, n° 7156, id. (S), prov. Pichincha, slope of the Pichincha above Lloa, thicket, 3200 m, 5 VII 1939, n° 7559, id. (S); Equador, Pichincha prov., near Hacienda Monjas, concepcion, bank by path, 10 200 ft., 28 III 1951, n° 17, P. R. Bell (S); Iter Regnell. nonum, Flora aequadoriensis, prov. Imbabura, Mojanda, 10 km SSW Otavalo (0°10′ N,78°18′ W), quebrada vegetation, 2900—3150 m, 13 XII 1966, n° 13 526, B. Sparre (S).

Affinitas. A specie proxima — *F. ulochaeta* Nees ex Steud. vaginis usque ad basin fissis (nec usque ad $^1/_4$—$^1/_3$ integris), glumis, lemmatibus at anthe-

ris brevioribus (glumis inferioribus 1.2—2.5, nec 3—6 mm lg., superioribus 2.3—3.5, nec 5—8 mm lg., lemmatibus 4.5—5.5, nec 8—9 mm lg., antheris 0.9—1.2, nec 1.4—2.2 mm lg.), glumis superioribus uninervibus (nec 3-nervibus) differt.

Близкие виды — *F. ulochaeta* и *F. flacca* — сходны габитуально, плоскими безреберными пластинками листьев (рис. 1, *а*), длинноостистыми нижними цветковыми чешуями (рис. 1, *г*) и волосистой завязью (рис. 1, *е*), но хорошо различаются по указанным выше признакам и изолированы друг от друга географически: первый вид произрастает в горах в долине р. Парана в Бразилии и Аргентине.

F. sodiroana Hack. ex E. Alexeev sp. nov.; Hack. ex Sodiro, 1889, l. c.: 10, nom. nud. — *F. pichinchae* Hack. ex Sodiro, 1889, l. c.: 10, nom. nud. (рис. 1, *ж—м*). — Planta breviter rhizomatosa, innovationibus extravaginalibus praedita. Vaginae foliorum usque ad basin fissae, in fibras longitudinales non solutae, leves, interdum foliorum inferiorum pilosae. Articulationes vaginali-laminares exauriculatae. Ligulae brevissimae, truncatae. Laminae foliorum virides, planae, 4—9 mm lt., usque ad 15—30 cm lg., multinerves, utrinque scabrae, supra ecostatae, fasciculis sclerenchymaticis utrinque cum nervis conjunctis, cellulis bulliformibus instructae. Culmi leves, 70—150 cm alti, 2—3 mm in diam., 3—4-nodes, nodis nudis, nodo superiore supra medium culmi sito. Paniculae diffusae, 15—30 cm lg., ramulis scabris, ramificantibus, multispiculatis, usque ad 10 cm lg. Spiculae roseo-virides, (3) 4—5-florae, lanceolatae, (7.5) 8—10 (11.5) mm lg. Glumae angusti-lanceolatae, leves, apice acutae, coriaceo-membranaceae, inferiores uninerves, 1.2—1.5 (2.2) mm lg., superiores 3-nerves, 2.2—2.6 (3) mm lg. Lemmata coriaceo-membranacea, lanceolata, 5-nervia, 5—6 (6.3) mm lg., apice acuta, inermia, integra. Paleae apice emarginatae, secus carinas usque ad basin scabrae. Antherae 0.9—1.3 (1.4) mm lg. Ovarium glabrum. Caryopsis paleis adhaerens, ventre excavata, macula hilari usque ad $^2/_3$—$^3/_4$ caryopsidis longitudinis aequante.

Typus: Ecuador, Pichincha, silv. super. et pasq., 1884, n° 36/6, A. Sodiro (W, isotypus — US).

Paratypi: ibid., 1887, n° 36/10, id. (W — typus *F. pichinchae*); Pichincha, La Carolina, V 1894, id. (S); Iter Regnell. quartum, Flora aequatoriensis: prov. Pichincha, vicinity of Quito, thicket, 3250 m, 18 V 1939, n° 6155, E. Asplund (S), prov. Pichincha, Tambilo, thicket along rivulet, 2700 m, 20 V 1939, n° 6215, id. (S), prov. Carchi, La Rinconada, 3200 m, 22 VI 1939, n° 7195, id. (S), prov. Pichincha, Nono, below the village, thicket, 2600 m, 1 VII 1939, n° 7462, id. (S), prov. Pichincha, slope of the Pichincha above Lloa, thicket, 3200 m, 5 VII 1939, n° 7537, id. (S), prov. Chimborazo, Urbina, towards m. Chimborazo, ditch, 3750 m, 27 VII 1939, n° 7878, id. (S); Ecuador, Sotobosque de la Hda. Shical, Tipococha, prov. Canar, region Interandina, 3000 m, 2 VII 1950, n° 16 963, M. A. Solis (US); Iter Regnell. quintum, Flora aequatoriensis, prov. Carchi, between El Pun and Tulcan, X 1952, n° 1437, F. Fagerlind, G. Wibom (S); Iter Regnell. sextum, Flora aequatoriensis: prov. Pichincha, San Juan, towards Quito, 3400 m, 27 IV 1955, n° 16 094, E. Asplund (S), prov. Pichincha, slope of m. Pichincha, above Quito, thicket, 3300 m, 2 V 1955, n° 16 163, id. (S), prov. Carchi, between Tulcan and El Pun, 22 km from Tulcan, along road, thicket, 3300—3500 m, 14 VII 1955, n° 16 824, id. (S), prov. Azuay, Ganadel, edge of thicket, 3250 m, 26 IX 1955, n° 17 846, id. (S); Iter Regnell. nonum, Flora aequadoriensis: prov. Pichincha, highway Aloag—Sto. Domingo, km 5, transition shrub forest, 2900 m, 28 III 1967, n° 15 076, B. Sparre (S), prov. Pichincha, road Chillogallo—Chiriboga, km 29, secondary cloud forest, 2900 m, 7 VI 1967, n° 16 920, id. (S); Ecuador, prov. Cotopaxi, Pilalo—Latacunga road, at timberline on the western slopes of Andes, 78°58′ W, 0°57′ S, solitary growth on dry slope, in sandy soil, 3400 m, 6 VII 1968, n° 1482, L. Holm-Nielsen, S. Jeppesen (S).

Affinitas. A *F. ulochaeta* Nees ex Steud. et *F. flacca* Hack. ex E. Alexeev (vide supra) lemmatibus inermibus (nec longiaristatis), ovario glabro (nec apice hispidulo) differt. A *F. flacca* etiam glumis superioribus 3-nervibus (nec uninervibus) differt.

Габитуально, безреберными пластинками листьев (рис. 1, *ж*), короткими колосковыми чешуями (рис. 1, *и*, *к*), мелкими пыльниками (рис. 1, *л*) и рядом других признаков *F. sodiroana* вполне сходна со многими видами секции *Subulatae.* Среди последних, однако, лишь два (*F. ohwiana* E. Alexeev из Японии и *F. sororia* Piper из Северной Америки) имеют, как и *F. sodiroana*, безостые нижние цветковые чешуи (рис. 1, *з*) и нет ни одного вида с голой завязью (рис. 1, *м*). Последний признак характерен для центрально- и южно-американских видов секции *Glabricarpae* E. Alexeev подрода *Subulatae* (*F. breviglumis* Swall., *F. chiriquensis* Swall., *F. eminens* Kunth), резко отличающихся крупными колосками и пыльниками, а также рядом других признаков как от *F. sodiroana*, так и от других видов секции *Subulatae.*

Subgen. *Festuca.*

Typus: *F. ovina* L.

Sect. Cataphyllophorae E. Alexeev sect. nov. —Innovationes ima basi cataphyllis coriaceis praeditae.

Typus: *F. procera* Kunth.

К этой секции мы относим три высокогорных близкородственных вида — *F. procera* и *F. dasyantha* Kunth из Эквадора, а также описываемый ниже вид из Колумбии. Наличием кожистых катафиллов при основании побегов (рис. 1, *н*) они резко отличаются от других узколистных овсяниц и напоминают евразиатские широколистные виды секции *Phaeochloa* Griseb. подрода *Drymanthele* V. Krecz. et Bobr. Для всех трех видов описанной секции характерны также густоволосистые сверху пластинки листьев (рис. 1, *п*).

F. colombiana E. Alexeev sp. nov. (рис. 1, *н—с*). — Planta laxe caespitosa, innovationibus extravaginalibus, ima basi cataphyllis coriaceis praedita. Vaginae foliorum usque ad basin fissae, firmae, in fibras longitudinales non solutae, leves. Ligulae brevissimae (0.5—0.7 mm lg.), marginibus ciliolatae. Laminae foliorum virides, duriusculae, strictae, omnes complicatae, 1.3—1.8 mm in diam., usque ad 40 cm lg., apice obtusae, multinerves, subtus leves, supra multicostatae, lanatae, fasciculis sclerenchymaticis subtus vulgo confluentibus, utrinque cum nervis vulgo conjunctis, cellulis bulliformibus minutis instructae. Culmi leves, usque ad 75—150 cm alti, 3—4-nodes, nodo superiore nudo, supra medium culmi sito. Paniculae laxae, 12—22 cm lg., ramulis scabriusculis, ramificantibus, multispiculatis, usque ad 8 cm lg. Spiculae griseo-violaceae, (4) 5—8-florae, lanceolatae, (8) 9—13 mm lg. Glumae angusti-lanceolatae, leves, coriaceae, apice acutae, inferiores uninerves, 2.5—3.5 mm lg., superiores 3-nerves, 4—5 mm lg. Lemmata ecarinata, lanceolata, dorso apice tantum scabriuscula, 5-nervia, 6—7 mm lg., apice integra, in mucronem 0—0.7 mm lg. producta. Paleae apice brevissime bidenticulatae, secus carinas usque ad $^{1}/_{3}$—$^{1}/_{2}$ scabrae, sed non villosae. Antherae 2.3—3 mm lg. Ovarium glabrum. Caryopsis paleis adhaerens, ventre profunde excavata, macula holari caryopsidi fere aequali.

Typus: Colombia, Cundinamarca, Paramo de Sumapaz, Chisaca, Laguna Negra, Orilla Sur. Pedregal humedo con *Sphagnum* sp., 3800 m, 11 XII 1971, n° 181. A. M. Cleef (US).

Paratypus: ibid., Paramo de Palacio, 2 km al SE de la Mita de Cal, vertiente plantanoso con *Chusquea* predominante asociada con *Espeletia quadriflora*, *Calamagrostis effusa*, *Breutelia* y *Sphagnum*, 3750 m, 29 XI 1972, n° 6694, A. M. Cleef, L. U. Urbine (US).

Affinitas. A speciebus proximis — *F. procera* Kunth et *F. dasyantha* Kunth paleis secus carinas scabris (nec villosis), ovario glabro (nec apice hispidulo) differt. A *F. dasyantha* etiam lemmatibus dorso apice scabriusculis (nec villosis) differt.

Sect. *Festuca.*

F. azucarica E. Alexeev sp. nov. (рис. 1, *т—ц*). — Planta dense caespitosa, innovationibus intravaginalibus, ima basi plus minusve incrassatis, vaginis foliorum emortuorum numerosis praedita. Vaginae foliorum usque ad basin fissae, firmae, in fibras longitudinales non solutae, leves. Ligulae membranaceae, 1—1.5 mm lg., marginibus rotundatae, ciliolatae. Laminae foliorum virides, duriusculae, strictae, omnes complicatae, compresso-cylindricae, 0.9—1.1 mm in diam., 20—35 cm lg., apice obtusiusculae, 11—13-nerves, subtus leves, supra 9—11-costatae, trichomatibus densis 0.05—0.07 mm lg., fasciculis sclerenchymaticis discretis, utrinque cum nervis vulgo conjunctis instructae, cellulis bulli-

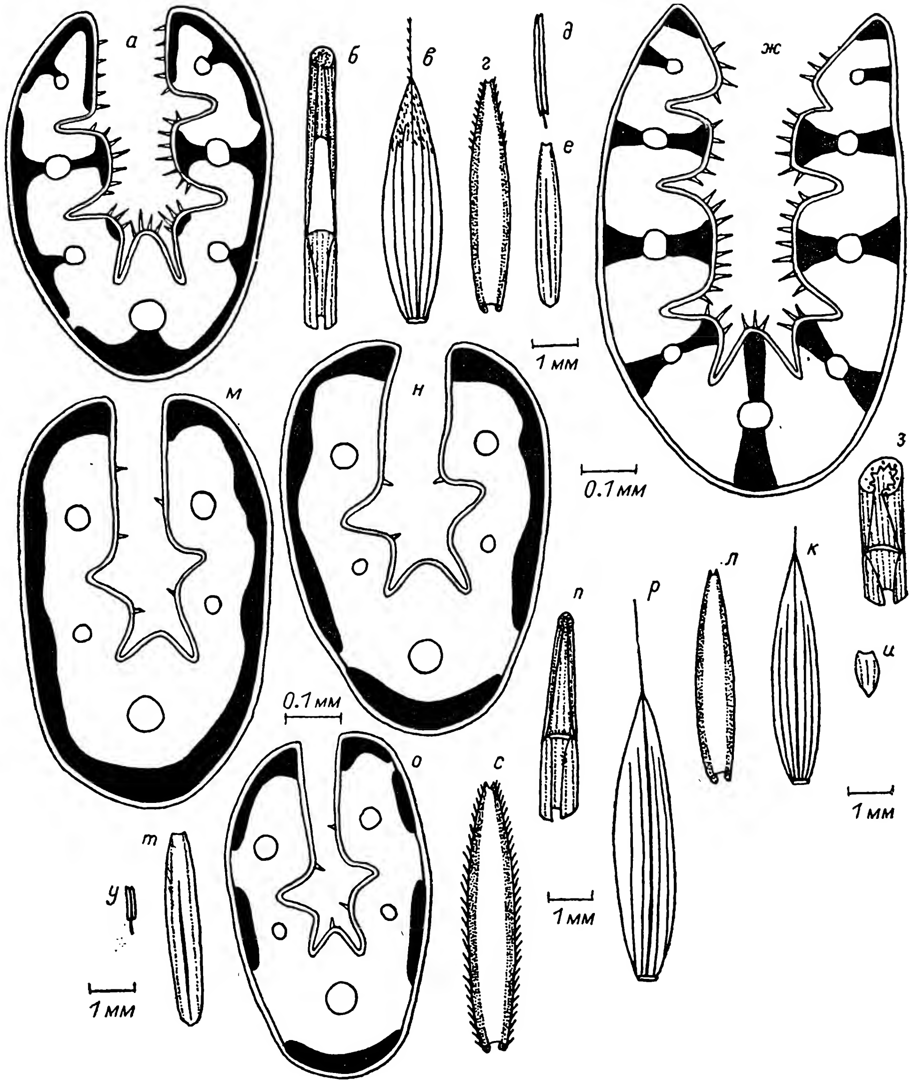


Рис. 2. *Festuca cleefiana* (*а—е*), *F. cundinamarcae* (*ж—л*), *F. chimborazensis* (*м—у*).

а, *ж*, *м—о* — схемы анатомического строения пластинок листьев на поперечных срезах; *б*, *з*, *п* — влагалищно-пластиночные сочленения; *в*, *к*, *р* — нижние, *г*, *л*, *с* — верхние цветковые чешуи; *д*, *у* — тычинки; *е*, *т* — зерновки; *и* — завязь.

formibus destitutae. Culmi leves, usque ad 100 cm alti, binodes, nodo superiore nudo, supra medium culmi sito. Paniculae laxae, 15—20 cm lg., ramulis scabris, ramificantibus, multispiculatis, plus minusve flexuosis, usque ad 8 cm lg. Spiculae violaceo-virides, 5—6-florae, lanceolatae, 7.5—9.5 mm lg. Glumae ad nervum medium scabrae, coriaceae, apice acutae, inferiores angusti-lanceolatae, uninerves, 3.5—4 mm lg., superiores lanceolatae, 3-nerves, 4—5.2 mm lg. Lemmata lanceolata, ecarinata, dorso scabra, 5-nervia, 5.5—6 mm lg., apice integra, in aristam 1.5—2 mm lg. producta. Paleae apice bidenticulatae, secus carinas usque ad basin scabrae. Antherae 2.5—3 mm lg. Ovarium apice pilis paucis (5—10) tectum. Caryopsis non vidi.

Typus: Colombia, Cordillera Central, cerro Pan de Azucar, paramo, 3700 m, 26 II 1969, n° 27 562, J. Cuatrecas, S. Espinal, J. Ramos (US).

Affinitas. A *F. subulifolia* Benth., *F. cleefiana* E. Alexeev et *F. cundinamarcae* E. Alexeev (vide infra) laminis latioribus (0.9—1.1, nec 0.55—0.9 mm in diam.), 11—13 (nec 7—9)-nervibus, supra 9—11 (nec 5—7)-costatis, nodo superiore in $^{1}/_{2}$ (nec in $^{1}/_{3}$) culmi sito, ovario apice pilis paucis tecto (nec glabro) differt. A *F. subulifolia* etiam laminis subtus levibus (nec scabris), fasciculis sclerenchymaticis discretis (nec subtus confluentibus), lemmatibus apice integris (nec bidenticulatis) differt. A *F. cleefiana* etiam ligulis brevioribus (1—1.5, nec 2—2.5 mm lg.), fasciculis sclerenchymaticis discretis (nec subtus confluentibus), ramulis paniculae scabris (nec levibus), aristis longioribus (1.5—2, nec 0.8—1.5 mm lg.), paleis secus carinas usque ad basin (nec usque ad $^1/_3$) scabris differt. A *F. cundinamarcae* etiam ligulis longioribus (1—1.5, nec 0.1—0.2 mm lg.), lemmatibus dorso et paleis secus carinas scabris (nec levibus), aristis longioribus (1.5—2, nec 0.7—1.5 mm lg.) differt.

F. cleefiana E. Alexeev sp. nov. (рис. 2, *а—е*). — Planta dense caespitosa, innovationibus intravaginalibus praedita. Vaginae foliorum usque ad basin fissae, firmae, in fibras longitudinales non solutae, leves. Ligulae membranaceae, 2—2.5 mm lg., marginibus rotundatae, eciliatae. Laminae foliorum virides, duriusculae, strictae, omnes complicatae, compresso-cylindricae, 0.55—0.65 mm in diam., usque ad 30 cm lg., apice obtusae, 7-nerves, subtus leves, supra 5-costatae, trichomatibus densis 0.05—0.07 mm lg., fasciculis sclerenchymaticis subtus vulgo cofluentibus, utrinque cum nervis majoribus conjunctis instructae, cellulis bulliformibus destitutae. Culmi leves, 70—100 cm alti, binodes, nodo superiore nudo, in $^1/_3$ culmi sito. Paniculae laxae, 11—15 cm lg., ramulis levibus, ramificantibus, plus minusve flexuosis, usque ad 7 cm lg. Spiculae virides vel griseo-virides, 5-florae, lanceolatae, 8—8.5 mm lg. Glumae leves, coriaceae, apice acutae, angusti-lanceolatae, inferiores uninerves, 4—4.5 mm lg., superiores 3-nerves, 5—5.7 mm lg. Lemmata ecarinata, lanceolata, dorso apice scabra, 5-nervia, 5.5—5.7 mm lg., apice integra, in aristam 0.8—1.5 mm lg. producta. Paleae apice bidenticulatae, secus carinas usque ad $^1/_3$ scabrae. Antherae 2.3—2.5 mm lg. Ovarium glabrum. Caryopsis paleis (?) adhaerens, ventre excavata, macula hilari usque ad $^3/_4$ caryopsidis longitudinis aequante.

Typus: Colombia, Boyaca, Paramo de La Rusia, NW—N de Duitama Aislada, paramo con gramineas, 3580 m, 7 XII 1972, n° 6826, A. M. Cleef (US).

Affinitas. A *F. subulifolia* Benth., *F. azucarica* E. Alexeev (vide supra) et *F. cundinamarcae* E. Alexeev (vide infra) ligulis longioribus (2—2.5, nec 0.1—1.5 mm lg.), laminis angustioribus (0.55—0.65, nec 0.6—1.1 mm in diam.), 7 (nec 9—13)-nervibus, supra 5 (nec 7—11)- costatis, ramulis paniculae levibus (nec scabris) differt. A *F. subulifolia* etiam laminis subtus levibus (nec scabris), lemmatibus apice integris (nec bidenticulatis), lemmatibus dorso apice tantum (nec usque ad basin) et paleis secus carinas usque ad $^1/_3$ (nec usque ad basin) scabris, aristis brevioribus (0.8—1.5, nec 1.5—2.5 mm lg.) differt. A *F. azucarica* etiam fasciculis sclerenchymaticis subtus confluentibus (nec discretis), nodo superiore in $^1/_3$ (nec in $^1/_2$) culmi sito, lemmatibus dorso apice tantum (nec usque ad basin) et paleis secus carinas usque ad $^1/_3$ (nec usque ad basin) scabris, ovario apice glabro (nec pilis paucis tecto) differt. A *F. cundinamarcae* etiam fasciculis sclerenchymaticis subtus confluentibus (nec discretis), lemmatibus dorso apice et paleis secus carinas usque ad $^1/_3$ scabris (nec levibus) differt.

F. cundinamarcae E. Alexeev sp. nov (рис. 2, *ж—л*). — Planta caespitosa, innovationibus intravaginalibus praedita. Vaginae foliorum usque ad basin fissae, firmae, in fibras longitudinales non solutae, leves. Ligulae brevissimae (0.1—0.2 mm lg.), truncatae, eciliatae. Laminae foliorum (?) virides, duriusculae, strictae, omnes complicatae, compresso-cylindricae, 0.75—0.85 mm in diam., usque ad 30 cm lg., apice obtusiusculae, 9-nerves, subtus leves, supra 7-costatae, trichomatibus densis 0.05—0.07 mm lg., fasciculis sclerenchymaticis discretis, utrinque cum nervis conjunctis instructae, cellulis bulliformibus destitutae. Culmi leves, usque ad 80 cm alti, binodes, nodo superiore nudo, in $^1/_4$ culmi sito. Paniculae 14—17 cm lg., ramulis scabris, appressis, ramificantibus, usque ad 7 cm lg. Spiculae violaceo-virides, 5—6-florae, lanceolatae, 9.5—12 mm lg. Glumae leves, coriaceae, angusti-lanceolatae, apice acutae, inferiores uninerves, 3—3.5 mm lg., superiores 3-nerves, 4—4.5 mm lg. Lemmata ecarinata, lanceolata, levia, 5-nervia, 5.4—5.7 mm lg., apice integra, in mucronem usque ad 0.7—1 mm lg. producta. Paleae apice bidenticulatae, secus carinas subleves. Antherae 2.2—2.5 mm lg. Ovarium glabrum. Caryopsis non vidi.

Typus: Colombia, Cundinamarca, Macizo de Bogota, Cerro Diego Largo, paramo, 3540 m, 14 I 1940, n° 7966, J. Cuatrecas (S).

Affinitas. A *F. subulifolia* Benth., *F. azucarica* E. Alexeev et *F. cleefiana* E. Alexeev (vide supra) ligulis brevioribus (0.1—0.2, nec 1—2.5 mm lg.), lemmatibus et paleis secus carinas levibus (nec plus minusve scabris) differt. A *F. subulifolia* etiam laminis subtus levibus (nec scabris), fasciculis sclerenchymaticis discretis (nec subtus confluentibus), lemmatibus apice integris (nec bidenticulatis), aristis brevioribus (0.7—1, nec 1.5—2.5 mm lg.) differt. A *F. azucarica* etiam laminis angustioribus (0.75—0.85, nec 0.9—1.1 mm in diam.), 9 (nec 11—13)-nervibus, supra 7 (nec 9—11)-costatis, nodo superiore in $^1/_3$ (nec in $^1/_2$) culmi sito, aristis brevioribus (0.7—1, nec 1.5—2 mm lg.), ovario apice glabro (nec pilis paucis tecto) differt. A *F. cleefiana* etiam laminis latioribus (0.75—0.85, nec 0.55—0.65 mm in diam.), 9 (nec 7)-nervibus, supra 7 (nec 5)-costatis, fasciculis sclerenchymaticis discretis (nec subtus confluentibus), ramulis paniculae scabris (nec levibus) differt.

Обитающие в Колумбии и Эквадоре *F. azucarica*, *F. cleefiana*, *F. cundinamarcae* и *F. subulifolia* сходны габитуально, общим планом анатомического строения пластинок листьев (рис. 1, *т*; 2, *а*, *ж*), крупными пыльниками и рядом других признаков, но хорошо отличаются как друг от друга, так и от мелкопыльниковых узколистных овсяниц Эквадора — *F. parciflora* Swall., *F. chimborazensis* E. Alexeev и *F. glumosa* Hack. ex E. Alexeev.

F. chimborazensis E. Alexeev sp. nov. (рис. 2, *м—у*). — Planta dense caespitosa, innovationibus intravaginalibus, vaginis foliorum emortuorum plus minusve numerosis praedita. Vaginae foliorum usque ad basin fissae, firmae, in fibras longitudinales non solutae, leves. Ligulae membranaceae, 0.1—0.3 mm lg., marginibus rotundatae, ciliolatae. Laminae foliorum glaucae, omnes complicatae, compresso-cylindricae, 0.5—0.7 mm in diam., 4—10 cm lg., apice curvulae, plus minusve flexuosae, obtusae, 5-nerves, subtus leves, supra 3-costatae, trichomatibus sparsissimis 0.015—0.02 mm lg., fasciculis sclerenchymaticis discretis vel subtus confluentibus, cum nervis non conjunctis instructae, cellulis bulliformibus destitutae. Culmi scabri, usque ad 12—25 cm alti, nodo unico occultato, basi approximato. Paniculae paucispiculatae, angustissimae, 2.5—6 cm lg., ramulis scabris, appressis, inferioribus tantum ramificantibus, abbreviatis. Spiculae violaceo-variegatae, 3—4-florae, lanceolatae, 8—10.5 mm lg. Glumae leves, lanceolatae, scariosae, apice acutae, inferiores uninerves, 2.5—3 mm lg., superiores 3-nerves, 3.5—4 mm lg. Lemmata carinata, lanceolata, levia, 5-nervia, marginibus scariosa, 6.5—7.2 mm lg., apice integra, in aristam 0.8—2 mm lg. producta. Paleae apice bidenticulatae, secus carinas usque ad basin scabrae. Antherae 0.7—0.8 mm lg. Ovarium glabrum. Caryopsis paleis adhaerens, ventre excavata, macula hilari usque ad $^2/_3$ caryopsidis longitudinis aequante.

Typus: Iter Regnell. quartum, Flora aequatoriensis, prov. Chimborazo, southern slope of m. Chimborazo, hard dry ground along rivulet, 3900 m, 21 VIII 1939, n° 8446, E. Asplund (S).

Paratypus: Iter Regnell. quartum, Flora aequatoriensis, prov. Pichincha, Sincholagua, paramo, 4200 m, 7 IX 1939, n° 8641, id. (S).

Affinitas. A speciebus proximis — *F. parciflora* Swall. et *F. glumosa* Hack. ex E. Alexeev (vide infra) ligulis brevioribus (0.1—0.3, nec 0.5—1.5 mm lg.), laminis subtus levibus (nec scabris), 5 (nec 5—11)-nervibus, supra 3 (nec 3—7)-costatis, fasciculis sclerenchymaticis crassioribus, paniculis brevioribus (2.5—6, nec 5—20 cm lg.) differt. A *F. parciflora* etiam laminis glaucis (nec viridibus), lemmatibus longioribus (6.5—7.2, nec 5—5.5 mm lg.), antheris brevioribus (0.7—0.8, nec 0.9—1.3 mm lg.) differt. A *F. glumosa* etiam paniculis paucispiculatis (nec multispiculatis), glumis et lemmatibus brevioribus (glumis inferioribus 2.5—3, nec 4—6.5 mm lg., superioribus 3.5—4, nec 5—8.5 mm lg., lemmatibus 6.5—7.2, nec 7—8.5 mm lg.) differt.

F. glumosa Hack. ex E. Alexeev sp. nov.; Hack. ex Sodiro, 1889, l. c.: 10, nom. nud. — ? *F. ovina* subsp. *magellanica* var. *lamarckiana* subvar. *jamesonii* St.-Yves, 1927, Candollea, 3: 166. — *F. breviaristata* auct. non Pilg.: Hitchc. 1927, l. c.: 323, p. max. p., excl. typo (specim. n° 207) (рис. 3, *а—е*). — Planta dense caespitosa, innovationibus intravaginalibus, ima basi vaginis foliorum emortuorum numerosis praedita. Vaginae foliorum usque ad basin fissae, firmae, in fibras longitudinales non solutae, leves vel foliorum culmeorum scabriusculae. Ligulae

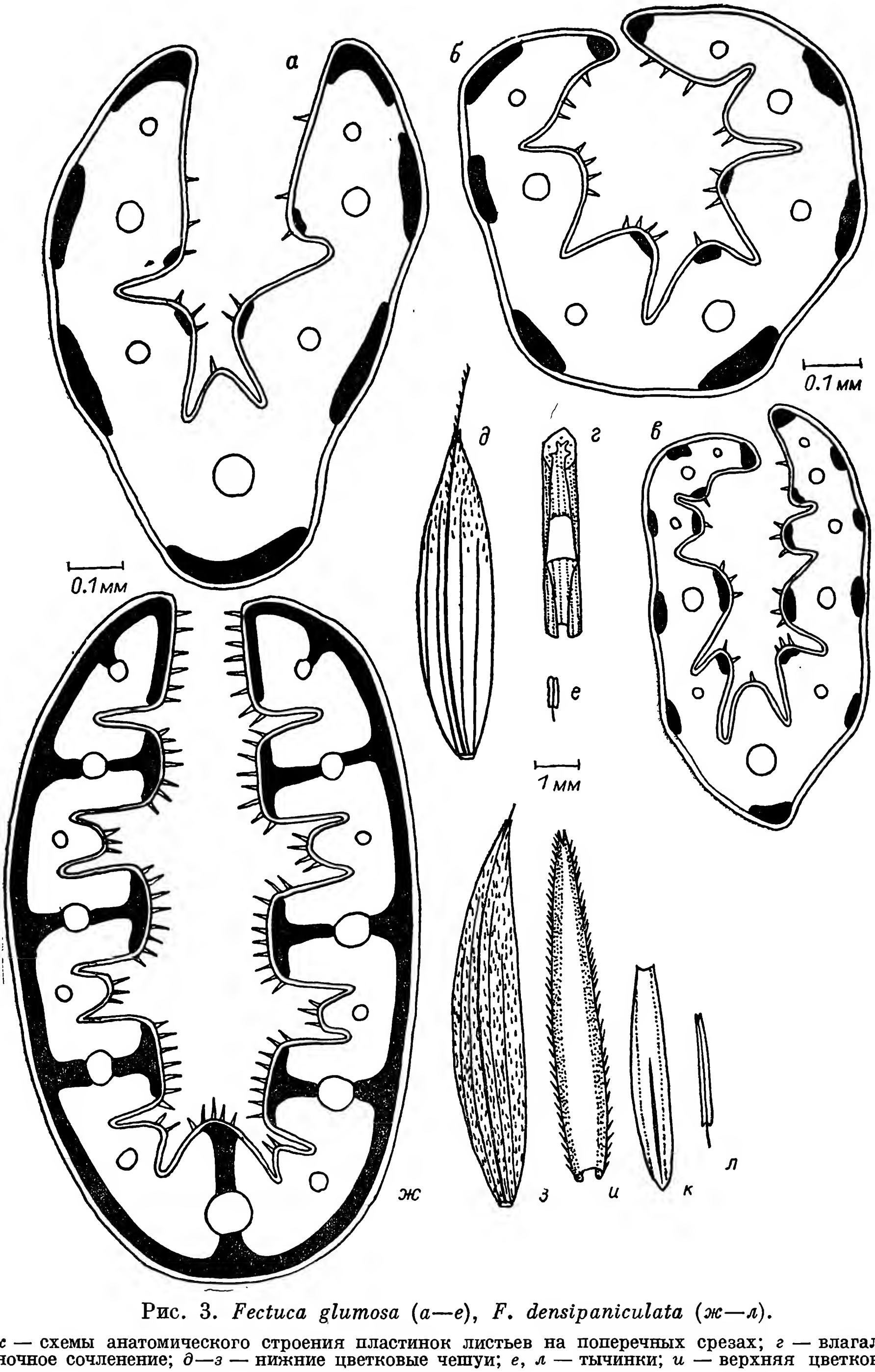


Рис. 3. *Fectuca glumosa* (*а—е*), *F. densipaniculata* (*ж—л*).

а—в, ж — схемы анатомического строения пластинок листьев на поперечных срезах; *г* — влагалищно-пластиночное сочленение; *д—з* — нижние цветковые чешуи; *е, л* — тычинки; *и* — верхняя цветковая чешуя; *к* — зерновка.

foliorum innovationum 0.7—1, culmeorum 1—1.5 mm lg., marginibus rotundatae, ciliolatae. Laminae foliorum glaucae, duriusculae, strictae, omnes complicatae, sectione transversa 6—8-angularea, 0.8—1.2 mm in diam., 7—15 cm lg., apice obtusae, 7 (9—11)-nerves, subtus scabrae, supra 3—5 (7)-costatae, trichomatibus sparsis usque ad 0.02—0.04 mm lg., fasciculis sclerenchymaticis subtus et supra ex adverso nervis sitis vel supra destitutis, cum nervis vulgo non conjunctis instructae, cellulis bulliformibus destitutae. Culmi scabri, 25—45 cm alti, 1—2-nodes, nodis occultatis, basi approximatis. Paniculae densae, angustissimae, 7—20 cm lg., ramulis scabris, appressis, parce ramificantibus, usque ad 1.5—3.5 cm lg. Spiculae violaceo-variegatae, glaucescens, 3—4-florae, angusti-lanceo-

latae, 8.5—10.5 mm lg. Glumae carinatae, angusti-lanceolatae, leves vel apice tantum scabriusculae, apice ambae acutae vel superiores tantum obtusiusculae, coriaceo-membranaceae, marginibus membranaceae, inferiores uninerves, (4) 5—6.5 mm lg., superiores 3-nerves, (5.5) 7—8.5 mm lg. Lemmata carinata, lanceolata, dorso apice scabriuscula, 5-nervia, (7) 7.5—8.5 mm lg., apice integra vel brevissime bidenticulata, in aristam 0.8—1.5 mm lg. producta. Paleae apice brevissime bidenticulatae, secus carinas usque ad basin scabrae. Antherae 0.5—0.8 mm lg. Ovarium glabrum. Caryopsis (?) libera, ventre profunde excavata, macula hilari usque ad $^2/_3$ caryopsidis longitudinis aequante.

Typus: Ecuador, in pasq. andinis, 1886, n° 36/4, A. Sodoro (W).

Paratypi: Quito, n° 21, Jameson (LE); Ecuador, Pichincha, 4500 m, 1 I 1881, n° 493, F. C. Lehman (LE); Ecuador, prov. Chimborazo, between Urbina and m. Chimborazo, 3600—4500 m, 4 XI 1923, n° 22 019, A. S. Hitchcock (K); Iter Regnell. quartum, Flora aequatoriensis, prov. Pinchincha, vicinity of Quito, Rucu Pichincha, steep sandy slope, 4700 m, 31 VIII 1939, n° 8594, E. Asplund (S); Iter Regnell. sextum, ibid., bunch grass paramo, 4350 m, 13 VIII 1955, n° 17 314, id. (S); Iter Regnell. sextum, Flora aequatoriensis, prov. Pichincha, eactern slope of m. Corazon, 4500 m, 30 VIII 1955, n° 17 504, id. (S).

Affinitas. A speciebus proximis — *F. parciflora* Swallen et *F. chimborazensis* E. Alexeev (vide supra) laminis 7—11 (nec 5—7)-nervibus, paniculis miltispiculatis (nec paucispiculatis), glumis et lemmatibus longioribus (glumis inferioribus 4—6.5, nec 2—3.2 mm lg., superioribus 5—8.5, nec 3.5—4.3 mm lg., lemmatibus 7—8.5, nec 5—7.2 mm lg.) differt. A *F. parciflora* etiam laminis glaucis (nec viridibus), antheris brevioribus (0.5—0.8, nec 0.9—1.3 mm lg.) differt. A *F. chimborazensi* etiam ligulis longioribus (0.7—1.5, nec 0.1—0.3 mm lg.), fasciculis sclerenchymaticis tenuioribus, paniculis longioribus (7—20, nec 2.5—6 cm lg.) differt.

Hitchcock (1927) отнес образцы описанного вида к *F. breviaristata* Pilg. (1898, Bot. Jahrb. 25, 1—2: 717). Однако тип *F. breviaristata* — «Flora Aequatoriensis, Cerro Volianico Puntas, 4400 m, X—XI 1871, n° 207, A. Stubel» (B) принадлежит к *F. subulifolia* Benth. Типовых образцов *F. ovina* subvar. *jamesonii* (Quito, Jameson, n° 230 — G; Pichincha, n° 56, id. — G) мы не видели; судя по оригинальному диагнозу (Saint-Yves, 1927), они принадлежат к описанному виду.

Эквадорские узколистные овсяницы — *F. parciflora*, *F. chimborazensis* и *F. glumosa* — сходны по общему плану анатомического строения пластинок листьев (рис. 2, *м—о*; 3, *а—в*), очень узкими метелками с сильно шероховатыми веточками, шероховатыми по килям по всей длине верхними цветковыми чешуями (рис. 2, *с*), мелкими пыльниками (рис. 2, *у*; 3, *е*), но легко отличаются друг от друга указанными выше признаками.

F. densipaniculata E. Alexeev sp. nov. (рис. 3, *ж—л*). — Planta dense caespitosa, innovationibus intravaginalibus praedita. Vaginae foliorum aperte distichae, usque ad basin fissae, in fibras longitudinales non solutae, scabrae. Ligulae coriaceo-membranaceae, 1.5—3.5 mm lg., marginibus rotundatae, ciliolatae. Laminae foliorum glaucescens, duriusculae, strictae, omnes complicatae, compresso-cylindricae, 1.3—1.6 mm in diam., 20—30 cm lg., apice acutae, 13—17-nerves, subtus scabrae, supra 11—15-costatae, trichomatibus densis usque ad 0.04—0.06 mm lg., fasciculis sclerenchymaticis subtus confluentibus, utrinque cum nervis majoribus conjunctis instructae, cellulis bulliformibus destitutae. Culmi scabri, 20—40 cm alti, multinodes, nodis omnibus occultatis, basi approximatis. Paniculae densissimae, 6—10 cm lg., 1.5—2.5 cm lt., ramulis scabris, appressis, ramificantibus, multispiculatis, abbreviatis. Spiculae griseo-virides, 3—5-florae, lanceolatae, 9—11.5 mm lg. Glumae carinatae, lanceolatae, scabrae, coriaceae, apice acutae, inferiores uninerves, 3.5—4.2 mm lg., superiores 3-nerves, 4.5—5 mm lg. Lemmata carinata, lanceolata, dorso scabra, 5-nervia, usque ad 7—9 mm lg., apice integra vel brevissime bidenticulata, in mucronem 0.7—1.3 mm lg. producta. Paleae apice bidenticulatae, secus carinas usque ad basin scabrae. Antherae 2.3—2.7 mm lg. Ovarium glabrum. Caryopsis paleis adhaerens, ventre excavata, macula hilari usque ad $^1/_2$ caryopsidis longitudinis aequante. Species distinctissima.

Typus: Iter Regnell. quartum, Flora aequatoriensis, prov. Chimborazo, southern slope of m. Chimborazo, sandy ground, 4600 m, 18 VIII 1939, n° 8397, E. Asplund (S).

Paratypus: ibid. et id., n° 8396 (S).

Чрезвычайно своеобразный вид, резко отличающийся от многих узколистных овсяниц Южной Америки сильно сжатыми, очень густыми, почти цилиндрическими метелками и килеватыми колосковыми и нижними цветковыми чешуями. Однако анатомическое строение пластинок листьев *F. densipaniculata* (рис. 3, *ж*) в принципе такое же, как и у многих южно-американских видов подрода *Festuca*.

ЛИТЕРАТУРА

Bonpland A., *Humboldt A.*, *Kunth C. S.* Nova genera et species plantarum. T. 1. Paris, 1815. 302 p. — *Hitchcock A. S.* The grasses of Ecuador, Peru and Bolivia. — Contr. US Nat. Herb., 1927, vol. 24, pt 8, p. 291—556. — *Saint-Yves A.* Contribution a l'étude des *Festuca* (subgen. *Eu-Festuca*) de l'Amerique du Sud. — Candollea, 1927, t. 3, p. 151—285. — *Sodiro A.* Gramineae Ecuatoriensis. — Anal. Univ. Quito, 1889, p. 10. — *Swallen J. R.* New grasses from Honduras, Colombia, Venezuela, Equador, Bolivia and Brasil. — Contr. US Nat. Herb., 1948, vol. 29, pt 6, p. 251—275.

Московский государственный университет. Получено 2 XII 1983.

УДК 005 : 582.29 (571.52) Бот. журн., т. 69, № 11

Н. В. Седельникова

НОВЫЙ ВИД РОДА *ASPICILIA* ИЗ НАГОРЬЯ САНГИЛЕН ТУВИНСКОЙ АССР

N. V. SEDELNIKOVA. A NEW SPECIES OF THE GENUS *ASPICILIA* FROM SANGILEN UPLAND OF TUVA ASSR

По материалам, собранным автором на нагорье Сангилен в 1979 г., описывается новый для науки вид подводного лишайника *Aspicilia popovae*. Вид назван в память крупнейшего советского альголога — Т. Г. Поповой, основательницы единственной в Сибири лаборатории низших растений в Центральном сибирском ботаническом саду СО АН СССР.

Aspicilia popovae Sedeln. sp. nov. — Thallus crustaceus, sat tenuis, ab 0.1 ad 1 mm crassus, maculas magnas ad 10 cm in diam. formans, rimosus vel areolato-rimosus, albidus, pallide griseus, griseolo-helvolus. Areolae 0.5—3 mm longae, 0.5—2.5 mm latae, plerumque planae, concavae et subconvexae sat raro occurrunt, inaequales, rimosae. Hypothallus inconspicuus. Stratum corticale ad 40 μm crassum, cellulis isodiametricis ad 8 μm, in zona superiore ad 10 μm crassum, pallide brunneum vel rufulo-fuscum. Stratum algarum 70—90 μm crassum, continuum, algis laete viridibus, protractis, 10—13×7—9 μm. Medulla paraplectenchymatica, e cellulis elongatis fere vallaribus constans. Apothecia numerosa, quini-octoni in areolam quamque thalli immersa. Discus apotheciorum 0.1—0.4 mm latus, in thallum impressus, concavus, rarius planus, niger vel atro-brunneus, madidus rufulo-fuscus vel pallide brunneus, glaber, margine areolae griseo cinctus. Excipulum manifestum, in apothecii superficie fuscidulum, in parte basali prosoplectenchymaticum, griseolum, ad 40—50 μm crassum, in parte laterali inferne hyalinum vel griseolum, sursum sensim ad 70—80 μm dilatatum et hic fuscidulum, strato corticali confluens. Hypothecium hyalinum, 80—90 μm crassum. Hymenium hyalinum, 200—240 μm altum. Epihymenium fuscescenti-olivaceum, rufulo-fuscidulum, 25—40 μm crassum. Paraphyses tenuissimae, ad 1 μm crassae, superne parum ramosae, apice moniliformes, cellula globosa superiore ad 4 μm in diam. Asci elongato-clavati, elongato-cylindrici, 150—200×28—45 μm, octospori, sporis uniseriatis vel biseriatis. Sporae hyalinae, ovales, late ovales, unicellulares, 28—36 (40)×16—28 μm. Thallus K-, C-, KC-, P-; medulla K-, C-, KC-, P-. Hymenium, hypothecium et excipulum I cyanescentia. Stratum hymeniale K- non varians.

Typus: URSS, Sibiria, RSSA Tuvinian, planities elata Sangilen, clivus meridionalis, haud procul ab influxu fl. Bajan-col in fl. Kargy, 1690 m s. m., in lapidibus silicatis submersis, 18 VII 1979, N. V. Sedelnikova (NS, isotypus LE).

Affinitas. Species nostra *A. aquaticae* Koerb. habitu similis est, sed apothecis in areola numerosis, forma ac dimensionibus paraphysium, strato hymeniale altiore, dimensionibus ascorum et sporarum necnon reactione strati hymenialis K negativa differt.

Слоевище в виде довольно тонкой корочки, от 0.1 до 1 мм толщ., образует большие пятна до 10 см в диам., потрескавшееся либо ареолированно-потрескавшееся, беловатое, светло-серое, серовато-палевое. Ареолы 0.5—3 мм дл., 0.5—2.5 мм шир., чаще всего плоские, но встречаются и вогнутые и слегка выпуклые, неровные, разделенные трещинами. Подслоевище незаметно. Коровой слой до 40 мкм толщ., с изодиаметрическими клетками до 8 мкм, верхняя его зона до 10 мкм толщ., светло-коричневая или рыжевато-бурая. Водорослевой слой 70—90 мкм толщ., сплошной; клетки водорослей ярко-зеленые, вытянутые, 10—13×7—9 мкм. Сердцевина параплектенхимная, состоит из вытянутых, почти палисадных клеток. Апотеции многочисленные, погруженные, по 5—8 размещены на ареоле. Диск апотециев 0.1—0.4 мм шир., погруженный в слоевище, вогнутый, реже плоский, черный либо черно-коричневый, смоченный становится рыжевато-бурым или светло-коричневым, голый, окруженный серым краем ареолы. Эксципул ясно различимый, у поверхности апотеция буроватый; базальная часть его прозоплектенхимная, сероватая, до 40—50 мкм толщ., латеральная часть книзу узкая, бесцветная или сероватая, постепенно кверху расширяющаяся до 70—80 мкм и здесь буроватая, сливающаяся с коровым слоем. Гипотеций бесцветный, 80—90 мкм толщ. Гимениальный слой бесцветный, 200—240 мкм выс. Эпитеций буровато-оливковый, рыжевато-буроватый, 25—40 мкм толщ. Парафизы очень тонкие, до 1 мкм толщ., в верхней части слабо ветвистые, на концах четковидные, с верхней шаровидной клеткой до 4 мкм в диам. Сумки вытянуто-булавовидные, удлиненно-цилиндрические, 150—200×28—45 мкм, с 8 спорами, расположенными в один или два ряда. Споры бесцветные, овальные, широкоовальные, одноклеточные, 28—36 (40)×16—28 мкм. Слоевище от K-, C-, KC-, P-; сердцевинный слой от K-, C-, KC-, P- не изменяется. Гимениальный слой, гипотеций и эксципул от I синеют. От K гимениальный слой не изменяется.

Тип: СССР, Сибирь, Тувинская АССР, нагорье Сангилен, южный склон, вблизи впадения р. Баян-кол в р. Каргы, выс. 1690 м над ур. м., на подводных силикатных камнях, 18 VII 1979, Н. В. Седельникова (NS, изотип LE).

Родство. От близкого вида *A. aquatica* Koerb. описываемый вид отличается наличием многочисленных апотециев на ареоле (5—8), в то время как на ареоле у *A. aquatica* обычно единичные апотеции (или 2—3). Парафизы у *A. popovae* более тонкие (до 1 мкм толщ.), ясно четковидные на концах, с верхней шаровидной клеткой, у сравниваемого вида они 1.5—1.7 мкм, слабо четковидные на концах, с верхней широкоэллипсоидной или удлиненной клеткой (Magnusson, 1939; Окснер, 1971). У *A. popovae* более высокий гимениальный слой (200—240 мкм), бóльшие размеры сумок (150—200×28—45 мкм) и спор (28—36 (40)×16—28 мкм), а у *A. aquatica* гимениальный слой (110) 150—180 (200) мкм выс., сумки 85—135×25—35, споры 22—27 (35)×14—18 мкм. Кроме того, *A. popovae* отличается отсутствием реакции гимениального слоя с K. От близкого к *A. aquatica* вида *A. caesiocinerea* (Nyl.) Arnold описываемый вид отличается прежде всего экологией: в течение наиболее благоприятного для жизни летнего вегетационного периода *A. popovae* характеризуется подводным образом жизни, в то время как *A. caesiocinerea* растет в менее влажных местах или на сухих скалах: «grows in less moist places or on dry rocks» (Magnusson, 1939 : 84). У вида *A. caesiocinerea* гораздо меньшие размеры спор (20—25 (30)×13—14 (16) мкм) и кора от K окрашивается в розово-фиолетовый цвет.

ЛИТЕРАТУРА

Окснер А. Н. Сем. *Lecanoraceae*. Род *Aspicilia* Massal. — В кн.: Определитель лишайников СССР. Л.: Наука, 1971, т. 1, с. 146—217. — *Magnusson A. H.* Studies in species of *Lecanora*, mainly the *Aspicilia gibbosa* group. — Kgl. Svenska Vetenskapsakad Handl., 1939, ser. 3, Bd 17, N 5. 182 p.

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 18 I 1983.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (571.66)

А. Е. Кожевников, М. Ю. Горшков

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ФЛОРЫ ПОЛУОСТРОВА КАМЧАТКА

A. E. KOZHEVNIKOV, M. YU. GORSHKOV. NEW AND RARE SPECIES OF VASCULAR PLANTS OF THE FLORA OF KAMTCHATKA PENINSULA

Приведены 11 новых для п-ова Камчатка видов, из них 4 — *Juncus articulatus*, *Ranunculus novus*, *Thymus diversifolius* и *Omalotheca sylvatica* — впервые указаны для Камчатской обл. Выявлены новые местонахождения 79 редких растений, в том числе *Poa shumushuensis*, *Cypripedium macranthon*, *Platanthera camtschatica*, *Oreorchis patens*, *Chrysosplenium rimosum* и *Oxytropis kamtschatica*, рекомендованные к охране.

Растительный мир п-ова Камчатка — первый объект ботанических исследований на советском Дальнем Востоке — изучается уже почти 250 лет. Флоре этой территории посвятили капитальные сводки В. Л. Комаров (1927—1930) и E. Hultén (1927—1930), в которых был подведен итог первому периоду изучения растительного мира п-ова Камчатка. Результаты ботанических исследований, проведенных в последующие периоды, были в значительной мере обобщены во «Флоре СССР» (тт. I—XXX, 1934—1964) и учтены в опубликованных выпусках «Арктической флоры СССР» (вып. I—VIII, 1960—1980). Ценные сведения по флоре п-ова Камчатка содержатся в работе В. Н. Ворошилова (1966).

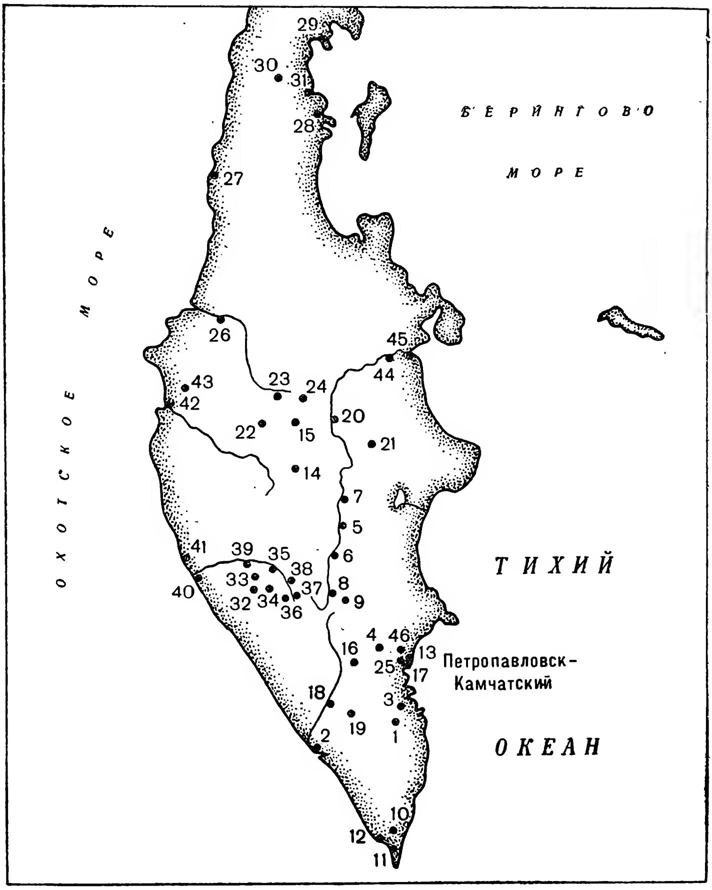
Несмотря на то что растительный мир п-ова Камчатка интенсивно изучался в течение продолжительного времени, многие его районы, и в первую очередь высокогорья Срединного хребта, оставались еще недостаточно изученными. Б. П. Колесников (1961) отмечал, что одной из важнейших задач ботанических исследований Камчатской обл. является проведение дальнейшей инвентаризации ее флоры.

Ботанические исследования северных районов Камчатской обл., проведенные в 1974—1976 гг. лабораторией высших растений Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР (Харкевич, Буч, 1976; Харкевич и др., 1977, 1979; Харкевич, 1978; Кожевников, 1978), показали необходимость дальнейшего изучения флоры п-ова Камчатка. В связи с этим в 1978—1980 гг. на полуострове проводились полевые работы. Было обследовано 46 пунктов, выявлено около 750 видов сосудистых растений и собрано около 11.5 тыс. листов гербария.

К моменту завершения обработки собранного материала из печати вышел «Определитель сосудистых растений Камчатской области» (1981), который явился первой обобщающей современной сводкой по флоре области. Это дало хорошую возможность сравнить итоги наших 3-летних исследований.

Вследствие того, что при полевых работах для переездов в большинстве случаев мы пользовались попутным транспортом, а также из-за необходимости изучения в сравнительно непродолжительный вегетационный период значительного числа пунктов, провести флористические исследования методом конкретных флор не представлялось возможным. Сборы в этих пунктах можно рассматривать лишь как заведомо неполные (частичные) (Юрцев, 1975; Харкевич, Буч, 1976), отражающие только некоторые местные особенности. Сборы гербарного материала в 1978—1979 гг. авторы проводили совместно, в 1980 г. — только М. Ю. Горшков.

Ниже приводим краткую характеристику обследованных пунктов, перечисленных в порядке их посещения, с указанием сроков проведения сборов,



Пункты флористических исследований, проведенных в 1978—1980 гг. на п-ове Камчатка.

основных исследованных местообитаний и растительных группировок и числа собранных видов. Номера пунктов соответствуют их обозначению на карте (см. рисунок).

В 1978 г. обследованы: *1* — окр. пос. Термальный (9—10 VI) — каменноберезовый лес и подгольцовый пояс (до 300 м над ур. м.) (35 видов); *2* — окр. пос. Октябрьский (12—15 VI) — речной и морской берега широкой песчаной косы в устье р. Быстрая, низинные тундры, берега озер (53); *3* — окр. пос. Паратунка (18 VI) — берега ручья с теплой водой (сток из плавательного бассейна) (18); *4* — окр. г. Елизово (20 VI—18 VIII, с перерывами) — пойма р. Авача, долинный лес с кустарником; галечники и берега р. Половинки, каменноберезовый лес и вырубки по склонам сопок (125); *5* — окр. пос. Мильково (22 VI) — кустарники и луга по берегу р. Камчатки, долинный тополевый и белоберезовый леса (47); *6* — в 35 км по трассе на юго-запад от пос. Мильково, гора Шаромский мыс (23 VI) — белоберезовый лес, лесные ручьи и поляны (66); *7* — 47 км по трассе на север от пос. Мильково (24 VI) — заболоченное лиственничное редколесье и закустаренная сухая грива с лиственничником (65); *8* — окр. пос. Пущино (25 VI) — каменноберезовый лес, разнотравные луга, крупнотравье (73); *9* — в 25 км на восток от пос. Пущино, верховье р. Средний Кашхан (26—29 VI) — галечники и пойма реки, каменноберезовый лес, лесные ручьи и болотца; термофильная растительность у выхода горячих (Пущинских) ключей; подгольцовый и гольцовый пояса с глинисто-щебнистыми участками и снежниками (до 800 м над ур. м.) (101); *10* — окр. пос. Паужетка (7—11 VII) — пойма и старые зарастающие галечники, выходы горячих источников в долине р. Паужетки; каменноберезовые леса, лесные ручьи и поляны, крупнотравье: подгольцовый и гольцовый пояса с каменисто-щебнистыми осыпями и нивальными лужайками (до 1330 м над ур. м.) (146); *11* — в 25 км на юг от пос. Озерновского, нижнее течение Четвертой речки (12—13 VII) — галофильная растительность морских побережий, приморские и разнотравные луга, болотца, приречные кустарники; подгольцовый пояс, плоская вершина с каменисто-щебнистой горной тундрой на высоте около 800 м над ур. м. (93); *12* — окр. пос. Озерновского (14 VII) — заболоченные низины и берега реки, олуговелые приморские склоны сопок (до 300 м над ур. м.) (63); *13* — окр. пос. Заозерного (27 VII) — галофильная растительность океанического побережья, кустарниковые заросли на песчаных прибрежных валах, заболоченные луга и болота (95); *14* — окр. пос. Эссо (30 VII—13 VIII, с перерывами) — галечники, пойма и долинный лес по р. Быстрой; лиственничники, лесные ручьи и поляны; подгольцовый и гольцовый пояса, скалы (до 1200 м над ур. м.) (220); *15* — в 47 км по трассе на север от пос. Эссо (4—6 VIII) — долинный лес и кустарники по р. Быстрой, лиственничники, каменистые склоны сопок (до 300 м над ур. м.) (106); *16* — в 45 км по трассе на северо-восток от пос. Апачи, южные отроги Малкинского хребта (16—17 VIII) — заболоченная пойма реки, разнотравные луга, кустарники, долинный чозениевый лес, крупнотравье; белоберезовый лес, подгольцовый и гольцовый пояса с глинисто-каменистыми осыпями и нивальными лужайками (до 1400 м над ур. м.) (129).

В 1979 г. изучены: *17* — окр. пос. Большая Океанская (22 VI—31 VIII, с перерывами) — приморская галофильная растительность и прибрежные скалы, каменноберезовый лес, заболоченная долина реки (44 вида); *18* — окр. пос. Апачи (26—27 VI) — зарастающие галечники и приречные ивняки в долине р. Плотникова (37); *19* — в 15 км на юго-восток от пос. Апачи, горячий ключ на р. Шикова (28—29 VI) — приречные кустарники, луга, болота, долинный лес по р. Шикова; термофильная растительность берегов горячих ключей и ручьев, белоберезовые леса (38); *20* — окр. пос. Козыревск (10—29 VII, с перерывами) — приречные ивняки, луга, берега озер в пойме р. Камчатки; белоберезовые, лиственничные и еловые леса (78); *21* — западный макросклон вулкана Толбачинский, верховье ручья Водопадного (около 1000 м над ур. м.) (12—13 VII) — зарастающие пеплово-шлаковые поля, берега ручья Водопадного (78); *22* — верхнее течение р. Кулкев Окат, сопка Кубалыкич (1309 м) (20—22 VII) — кустарники, заболоченные луга и зарастающие галечники в долине речки; подгольцовый и гольцовый пояса с нивальными лужайками, каменными россыпями, каменисто-щебнистыми осыпями и платообразными участками (700—1300 м над ур. м.) (138); *23* — в 15 км на север от сопки Янпат (1205 м), сопка, 1142 м (23—25 VII) — кустарниковые заросли по руслу ручья, подгольцовый и гольцовый пояса с нивальными лужайками, каменисто-глинистыми осыпями и каменными россыпями (600—1140 м над ур. м.) (100); *24* — хр. Крюки, верхнее течение р. Крюки (26—27 VII) — подгольцовый и гольцовый пояса с нивальными лужайками, каменисто-глинистыми осыпями, горные озера и ручьи (800—1400 м над ур. м.) (116); *25* — окр. пос. Нового Завойка (2 VIII) — галофильная растительность побережья Авачинской губы, кустарники, луга, болота (40); *26* — окр. пос. Тигиль (10—16 VIII) — галечники, илистые отмели, приречные кустарники, луга и болота в пойме р. Тигиль; каменноберезовые леса, поляны, опушки (164); *27* — устье р. Паланы (17—20 VIII) — галофильная растительность морского побережья, тамповые луга; отмели, озера, болота, луга, кустарники в пойме реки; кустарники по склонам сопок (до 200 м над ур. м.) (113); *28* — окр. пос. Оссора (4—5 IX) — галофильная растительность морского побережья, галечники, отмели, луга, болотца в долине речки; заросли кедрового стланика по склонам сопок (до 100 м над ур. м.) (34); *29* — окр. пос. Ильпырского (6 IX) — галофильная растительность на морской песчаной косе (7); *30* — верховье р. Сигаиэтап, южный макросклон сопки Сегейный (1206 м), 700 м над ур. м. (6 IX) — гольцовый пояс: мохово-кустарничковая сырая тундра, каменисто-щебнистые склоны, берега ручья (56); *31* — окр. пос. Тымлат (6 IX) — галофильная растительность морского побережья, осоковые болота и кустарники по берегам речки и озера (35).

В 1980 г. исследованы: *32* — в 40 км на восток от пос. Соболево, долина р. Средней Воровской (10 VII) — кустарники, низинная тундра, луга, белоберезовые леса, до 200 м над ур. м. (53 вида); *33* — долина р. Сидмы в среднем ее течении (бассейн р. Средней Воровской) (12—13 VII) — галечники, кустарники, долинный лес, разнотравные луга, каменноберезовый лес, подгольцовый и гольцовый пояса с глинисто-щебнистыми осыпями и снежниками (до 800 м над ур. м.) (86); *34* — долина р. Средней Воровской, 60 км выше по течению пос. Соболево (14 VII) — кустарники, болота, долинный лес, разнотравные луга, крупнотравье, подгольцовый пояс (до 600 м над ур. м.) (61); *35* — долина р. Правой Воровской, в 10 км выше слияния с р. Левой Воровской (15—16 VII) — галечники, болота, долинный лес, сухая лишайниково-разнотравная тундра, каменноберезовый лес, подгольцовый пояс (до 800 м над ур. м.) (87); *36* — междуречье рек Средней и Правой Воровской, окр. оз. Каповое (район горы Острая, 1413 м) (17—18 VII) — каменноберезовый лес, разнотравные луга, подгольцовый и гольцовый пояса с глинисто-щебнистыми осыпями и снежниками, скалы (до 1200 м над ур. м.) (117); *37* — долина р. Правой Воровской в месте впадения Камчатского ключа (20—21 VII) — пойма реки с галечниками, озерами, кустарниками; долинный лес, разнотравные луга, сухие олуговелые тундры, подгольцовый пояс (до 600 м над ур. м.) (82); *38* — среднее течение р. Правой Воровской, окр. горы Воровская, 1431 м (22—23 VII) — галечники, сырые луга; долинный, белоберезовый и каменноберезовый леса, подгольцовый пояс, до 400 м над ур. м. (80); *39* — бассейн р. Большой Воровской, сопка, 911 м (24—25 VII) — галечники, болота в пойме реки, долинный лес, разнотравные луга, олуговелые тундры, каменноберезовый лес, подгольцовый пояс (до 400 м над ур. м.) (81); *40* — окр. пос. Соболево (27—28 VII) — галечники, болота, долинный лес, моховая тундра, белоберезовый лес (60); *41* — окр. пос. Кировского (29 VII) — галофильная растительность морского побережья, приморские луга; пойма реки, сырые луга, кустарники (34); *26а* — окр. пос. Тигиль (6—13 VIII) — исследованы те же местообитания, что и в 1979 г., число видов указано по сборам за два года при первом упоминании пункта; *42* — окр. пос. Усть-Хайрюзово (14—20 VIII, с перерывами) — галофильная растительность морского побережья, приморские тундры, болота, разнотравные луга; белоберезовый лес с кустарником (103); *43* — окр. пос. Ковран (17 VIII) — пойма реки, болота, разнотравные луга, кустарники, моховая тундра (81); *44* — окр. оз. Азабачье (26—28 VIII) — пойма реки, илистые отмели, травяно-моховые болота, кустарники; каменноберезовый лес, разнотравные луга, крупнотравье, подгольцовый и гольцовый пояса (до 700 м над ур. м.) (100); *45* — окр. пос. Усть-Камчатск (29—30 VIII) — галофильная растительность морского побережья, болота, луга, кустарники, низинные лишайниково-кустарничковые тундры (70); *46* — окр. г. Петропавловска-Камчатского, гора Мишенная (1—4 IX) — разнотравные луга и глинисто-щебнистые тундры на склоне сопки (12).

Пункты *14*, *15*, *22—24*, *30*, *36—39* расположены на Срединном хребте; *9*, *16* — на Восточном хребте; *21* — в районе Ключевской группы вулканов; *1*, *3*, *4*, *10*, *18*, *19* — на территории Восточного вулканического нагорья (но главным образом в долинах рек); *5—8*, *20*, *44* — в Центральной Камчатской депрессии; *26*, *32—35*, *40*, *43* — в Западной Камчатской низменности; *13*, *17*, *25*, *28*, *29*, *31*, *45*, *46* — на восточном побережье; *2*, *11*, *12*, *27*, *41*, *42* — на западном побережье.

По административным районам исследованные пункты рассредоточены следующим образом: в Елизовском — *1*, *3*, *4*, *13*, *17*, *25*, *46*; в Усть-Большерецком — *2*, *10—12*, *16*, *18*, *19*; в Соболевском — *32—41*; в Мильковском — *5—9*; в Быстринском — *14*, *15*, *22*; в Усть-Камчатском — *20*, *21*, *24*, *44*, *45*; в Тигильском — *23*, *26*, *27*, *42*, *43*; в Карагинском — *28—31*.

К интересным флористическим находкам, общее число которых составило 90 таксонов, нами отнесены виды, отмеченные в «Определителе. . .» (1981) в качестве редких, а также новые для п-ова Камчатка (помечены звездочкой) или Камчатской обл. (двумя звездочками). Часть видов, собранных на полуострове, приведена в «Определителе. . .» (1981) только для о. Карагинский или указана для Камчатки лишь со ссылкой на работу Ворошилова (1966). В таких случаях даны соответствующие пояснения.

В список не вошли виды, не указанные в силу разных причин в «Определителе. . .» (1981), но приведенные для Камчатки Ворошиловым (1966) и собранные нами здесь в 1978—1980 гг. В их числе оказались *Juncus castaneus* Smith (зарегистрирован в пунктах *11*, *23*, *24*, *27*, *44*, *45*), *Luzula camtschadalorum* (Sam.) Gorodk. ex Kryl. (*21*, *22*, *31*, *34*, *44*), *L. melanocarpa* (Michx.) Desv. (*11*, *16*, *27*), *Polygonum humifusum* Merk ex C. Koch (*14*), *Atriplex gmelinii* C. A. Mey. (*28*, *42*), *Oberna behen* (L.) Ikonn. (*4*, *7*, *13—16*, *26*, *40*, *42*, *46*), *Stellaria humifusa* Rottb. (*38*), *S. umbellata* Turcz. ex Kar. et Kir. (*35*), *Ranunculus pygmeus* Wahlenb. (*22*), *Arabis sagittata* (Bertol.) DC. (*14*), *A. pendula* L. (*26*), *Erysimum hieracifolium* L. (*9*), *Antennaria friesiana* (Trautv.) Ekman (*14*, *15*, *24*).

Все семейства и роды в пределах семейств расположены по принятой во «Флоре СССР» системе Энглера, виды в пределах родов расположены в алфавитном порядке их латинских названий. Названия таксонов приняты согласно сводке С. К. Черепанова (1981).

Cystopteris sudetica A. Br. et Milde	4
Matteuccia struthiopteris (L.) Tod.	5, 6, 39
Oreopteris quelpaertensis (Christ) Holub	16, 19
Polystrichum lonchitis (L.) Roth	9, 10, 37
P. microchlamys (Christ) Matsum.	11
Cryptogramma acrostichoides R. Br.	44
Diphasiastrum sitchense (Rupr.) Holub	2
Huperzia selago (L.) Bernh. ex Schrank et Mart.	2, 16
Selaginella rupestris (L.) Spring	4, 6, 9, 14, 15
Alisma orientale (Sam.) Juz.	20
Poa raduliformis Probatova	4
P. shumushuensis Ohwi	9, 22, 30
Puccinellia kurilensis (Takeda) Honda	25
Festuca kamtschatica (St.-Yves) Tzvel.	23
F. kolymensis Drob.	15
Rhynchospora alba (L.) Vahl	38
Carex brunnescens (Pers.) Poir.	39
C. diastena V. Krecz.	28
C. dolichocarpa C. A. Mey. ex V. Krecz.	10, 38
C. kreczetoviczii Egor.	25, 28
C. livida (Wahlenb.) Willd.	38
C. reventa V. Krecz.	6—8, 14, 15, 20
Calla palustris L.	33, 40
Lemna minor L.	25
**_Juncus articulatus_ L.	10
*_J. triglumis_ L.	24, 30
Luzula capitata L.	23, 27
L. oligantha Sam.	4, 11, 14
L. plumosa E. Mey.	8, 10, 11, 32, 33, 35, 36
Cypripedium macranthon Sw.	18
Coeloglossum viride (L.) C. Hartm.	1, 6, 10—12, 22—24, 35
Platanthera camtschatica (Cham. et Schlecht.) Makino	10, 12, 36
P. chorisiana (Cham.) Reichenb. fil.	36
Corallorhiza trifida Chatel.	6, 7, 20
Oreorchis patens (Lindl.) Lindl.	18, 19
Salix alaxensis Cov. (был известен только с о. Карагинский)	45
S. erythrocarpa Kom.	9, 14, 23, 24
S. hastata L. (был известен только с о. Карагинский)	20, 21, 27, 45
S. lanata L. (был известен только с о. Карагинский)	23, 45
*_Rumex acetosa_ L. s. str.	6, 37, 40, 41
Claytonia arctica Adam	24
C. tuberosa Pall. ex Schult.	33
Sagina maxima A. Gray	4, 7, 13—16

*_Gastrolychnis involucrata_ (Cham. et Schlecht.) A. et D. Löve	14
Nymphaea tetragona Georgi	38
Actaea erythrocarpa Fisch.	15
Jurtsevia richardsonii (Hook.) A. et D. Löve	14
Pulsatilla multifida (G. Pritz.) Juz.	9, 21, 26
Clematis fusca Turcz.	4—6, 14, 20, 22, 26
Oxygraphis glacialis (Fisch.) Bunge	22—24
**_Ranunculus novus_ Lévl. et Vaniot	18, 20, 40
Thalictrum thunbergii DC.	4, 8, 13—15, 35, 38, 40
Brassica campestris L.	4, 13
Rorippa barbareifolia (DC.) Kitag.	4
Cardamine microphylla Adam (был известен только с о. Карагинский)	24
C. umbellata Greene (приводился по литературным данным)	5, 11, 12, 14, 18
Draba eschscholtzii Pohle ex N. Busch (приводился по литературным данным)	15
*_D. nivalis_ Liljebl.	9, 21, 22, 24
Descurainia sophia (L.) Webb ex Prantl	15
D. sophioides (Fisch. ex Hook.) O. E. Schulz (был известен только с о. Карагинский)	20
Drosera anglica Huds.	36, 38, 42, 43
D. rotundifolia L.	1, 17, 26, 38, 42, 43
Chrysosplenium rimosum Kom.	44
Spiraea sericea Turcz.	5—7
Crataegus chlorosarca Maxim.	4—8, 14, 15, 18—20, 26, 32, 33, 35, 37—39
Potentilla uniflora Ledeb. (_P. vulcanicola_ Juz.)	37
Geum aleppicum Jacq.	10, 35, 40, 42, 43
G. fauriei Lévl.	3, 4, 8, 18, 26, 37
Parageum calthifolium (Menz.) Nakai et Hara	10—12, 24
Novosieversia glacialis (Adam) F. Bolle	24
Acomastylis rossii (R. Br.) Greene	6, 21, 29
Padus asiatica Kom.	4, 5, 7, 15, 19, 20
Oxytropis kamtschatica Hult.	9, 10, 44
Viola hultenii W. Beck.	1
Moneses uniflora (L.) A. Gray	20
Pyrola chlorantha Sw.	36
Orthilia secunda (L.) House	7, 14
Harrimanella stellerana (Pall.) Cov.	10, 11, 16, 36
Primula tschuktschorum Kjellm.	10
Armeria scabra Pall. ex Schult.	20
Polemonium boreale Adam	9, 10, 43
P. villosum J. Rudolph ex Georgi	7, 10, 14, 26
*_Dracocephalum palmatum_ Steph.	30
**_Thymus diversifolius_ Klok.	30
**_Omalotheca sylvatica_ (L.) Sch. Bip. et F. Schultz	37
Artemisia laciniatiformis Kom.	45
*_A. unalaskensis_ Rydb.	26, 40
*_Taraxacum soczavae_ Tzvel.	9, 15, 24
Crepis chrysantha (Ledeb.) Turcz.	13, 16, 22, 23, 30, 34, 36, 44
Hieracium triste Willd. ex Spreng.	16, 44, 45

Примечание. Соответствующие материалы по _Eriophorum callitrix_ Cham. ex C. A. Mey., _Kobresia myosuroides_ (Vill.) Fiori et Paol., _K. sibirica_ (Turcz. ex Ledeb.) Boeck., _Carex bohemica_ Schreb., _C. disperma_ Dew., _C. fuscidula_ V. Krecz. ex Egor., _C. jacutica_ V. Krecz., _C. ktausipali_ Meinsh., _C. melanocarpa_ Cham. ex Trautv., _C. rupestris_ All., _C. scirpoidea_ Michx. были опубликованы ранее (Кожевников, 1981а, б).

В результате проведенных исследований выявлено 11 новых для п-ова Камчатка видов, в том числе 4 впервые приводятся для Камчатской обл. Значительный интерес представляет находка на самом юге п-ова Камчатка *Juncus articulatus*, ближайшее местонахождение которого на Дальнем Востоке СССР известно из устья р. Колымы, а также новые местонахождения *Taraxacum soczavae* и *Thymus diversifolius*, считавшихся до недавнего времени эндемиками Северо-Востока Азии. Довольно неожиданна находка на западе Камчатки в составе природной флоры *Omalotheca sylvatica*, распространенного в более южных районах Дальнего Востока.

В ботанико-географическом отношении выявленные новые виды можно объединить в довольно неравноценные по объему группы. Большинство из них составляют виды, произрастающие преимущественно в более северных районах Дальнего Востока. К их числу, помимо уже упомянутых видов — *Taraxacum soczavae* и *Thymus diversifolius*, следует отнести *Draba nivalis*, *Gastrolychnis involucrata*, *Dracocephalum palmatum*. Элементом более южной, сахалино-курильской флоры можно считать *Ranunculus novus*. Выявленные местонахождения *Juncus triglumis* закрывают существовавшую на территории Камчатки дизъюнкцию в ареале этого вида, известного на советском Дальнем Востоке из Чукотки, Охотии, Северной Корякии и Курильских островов. В какой-то мере это относится к *Artemisia unalaskensis* и *Juncus articulatus*.

Важное значение для охраны растительного мира п-ова Камчатка имеют новые местонахождения 79 редких на этой территории видов растений. В их числе мы собрали *Chrysosplenium rimosum*, *Cypripedium macranthon*, *Oreorchis patens*, *Platanthera camtschatica*, *Oxytropis kamtschatica* и *Poa shumushuensis*, подлежащие охране на территории Камчатской обл. (Харкевич, Качура, 1981).

Проведенные нами сборы, как уже отмечалось, не позволяют судить об уровне видового богатства флоры посещенных пунктов. Несмотря на это, сравнение их в качественном отношении представляет определенный интерес. Показательно, что из 46 исследованных пунктов, практически в каждом зарегистрированы новые или редкие на Камчатке виды (за исключением пунктов *31* и *46*, где сборы носили крайне фрагментарный характер). Это служит, на наш взгляд, отражением значительной неоднородности физико-географической среды этой территории.

По числу интересных флористических находок заметно выделяется пункт *24* на хр. Крюки, где мы исследовали лишь высокогорья в интервале высот 800—1400 м над ур. м. Здесь практически в течение однодневной экскурсии было собрано 116 видов, из которых 6 оказались новыми для п-ова Камчатка — *Carex melanocarpa*, *C. rupestris*, *Draba nivalis*, *Eriophorum callitrix*, *Juncus triglumis* и *Taraxacum soczavae*. Из числа весьма редких на Камчатке видов, собранных здесь, отметим *Carex scirpoidea*, *C. williamsii*, *Claytonia arctica*, *Cardamine microphylla*, *Novosieversia glacialis*, *Oxygraphis glacialis*, *Salix erythrocarpa*, *Parageum calthifolium* и др.

Видовое богатство конкретной флоры этого пункта составит, по-видимому, не менее 300—400 таксонов. В этом убеждает и очень разнообразный рельеф — значительные высоты, широкие нагорные террасы с озерами, высокогорные плато, многочисленные осыпи, древние вулканические постройки и т. д. Здесь отмечено большое число арктоальпийских видов, свойственных более северным территориям, например Корякскому нагорью. В то же время тут собраны редкие *Parageum calthifolium* и *Salix erythrocarpa*, тяготеющие к более южным районам. В целом хр. Крюки, являющийся одним из восточных отрогов Срединного хребта, представляется нам весьма интересным объектом для последующих ботанических исследований.

В настоящее время все больше внимания уделяется охране растительного мира, и особенно это актуально на советском Дальнем Востоке, где еще очень мало заповедников. В этом отношении хр. Крюки, занимающий в форме подковы площадь около 600 км^2 с господствующей вершиной 1858 м, который выделяется разнообразием местообитаний, находится на магистральном пути миграции растений по территории Камчатки и отличается богатством флоры, заслуживает самого пристального внимания. Вместе с незначительной (200—300 км^2) прилегающей территорией Центральной Камчатской низменности, растительность которой во многом носит реликтовый характер и несомненно интересна, здесь представлены практически все высотные пояса растительного покрова Камчатки.

Из других исследованных пунктов отметим сопку Сегейный (1206 м) на Камчатском перешейке (пункт *30*), где было выявлено 5 новых для полуострова видов — *Dracocephalum palmatum*, *Eriophorum callitrix*, *Juncus triglumis*, *Kobresia sibirica* и *Thymus diversifolius*, что объясняется пограничным положением этого пункта с Северной Корякией. Значительным числом редких видов отличаются пункты *10*, *14* (по 13 видов), *15* и *20* (по 11 видов).

Следует отметить, что инвентаризация флоры п-ова Камчатка еще не завершена. Много интересного таят обширные просторы Западной Камчатской низменности, труднодоступные высокогорья Срединного и Восточного хребтов.

Авторы благодарят А. Н. Беркутенко, В. Н. Ворошилова, Т. В. Егорову, Н. С. Пробатову, А. К. Скворцова, С. С. Харкевича, любезно просмотревших часть сборов, уточнивших наши определения или определивших некоторые виды.

ЛИТЕРАТУРА

Ворошилов В. Н. Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1966. 479 с. — *Кожевников А. Е.* Осоковые как показатель экологической обстановки и географических связей острова Карагинский в Беринговом море. — В кн.: Экология и рациональное использование островных экосистем. Владивосток, 1978, с. 28—29. — *Кожевников А. Е.* Род *Kobresis* Willd. (*Cyperaceae*) в Камчатской области. — Бот. журн., 1981а, т. 66, № 6, с. 881—884. — *Кожевников А. Е.* Новые и редкие виды осоки для флоры полуострова Камчатка. — Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 1981б, вып. 121, с. 47—51. — *Колесников Б. П.* Изученность растительного мира Камчатской области и задачи научно-исследовательских работ. — В кн.: Сырьевые ресурсы Камчатской области. М.: Изд-во АН СССР,1961, с. 143—159. — *Комаров В. Л.* Флора полуострова Камчатки. Л.: Изд-во АН СССР, 1927, т. 1. 339 с.; 1929, т. 2. 369 с.; 1930, т. 3. 210 с. — *Определитель* сосудистых растений Камчатской области. М.: Наука. 412 с. — *Харкевич С. С.* Флористические исследования в Северной Корякии (1974—1975 гг.). — В кн.: Ботанические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978, с. 39—44. — *Харкевич С. С., Буч Т. Г.* Сосудистые растения Северной Корякии. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 8, с. 1089—1102. — *Харкевич С. С., Буч Т. Г., Баркалов В. Ю. и др.* Флора и растительность острова Верхотурова в Беринговом море. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 8, с. 886—899. — *Харкевич С. С., Буч Т. Г., Баркалов В. Ю. и др.* Дополнения к флоре сосудистых растений острова Карагинский (Берингово море). — Бот. журн., 1979, т. 64, № 5, с. 680—692. — *Харкевич С. С., Качура Н. Н.* Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. М.: Наука, 1981. 234 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Юрцев Б. А.* Некоторые тенденции развития метода конкретных флор. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 1, с. 69—83. — *Hultén E.* Flora of Kamtschatka and the adjacent Islands (1—4). — Kgl. Svenska. Vetenskapakad. Handl., 1927, ser. 3, Bd 5, N 1, pt 1. 346 p 1928, ser. 3, Bd 5, N 2, pt 2. 218 p.; 1929, ser. 3, Bd 8, N 1, pt 3. 212 p.; 1930, ser. 3, Bd 8, N 2, pt 4. 358 p.

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 3 I 1983.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 511.6 : 576.312.32/.38 (575.3)

С. Б. Астанова

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ВИДОВ СЕМЕЙСТВ *ALLIACEAE, ASTERACEAE, CARYOPHYLLACEAE, EBENACEAE, LINACEAE, OLEACEAE, LAMIACEAE* ИЗ ТАДЖИКИСТАНА

S. B. ASTANOVA. CHROMOSOME NUMBERS IN THE SPECIES OF THE FAMILIES *ALLIACEAE, ASTERACEAE, CARYOPHYLLACEAE, EBENACEAE, LINACEAE, OLEACEAE, LAMIACEAE FROM TADJIKISTAN*

Alliaceae

Allium schugnanicum Vved., **2n=16**. Хорог, Ботанический сад, 2400 м над ур. м. Запрягаев, 1982 г., № 566.[1]

A. stipitatum Regel, **2n=16**. Хорог, Ботанический сад, 2400 м, Запрягаев, 1982 г., № 865.

Asteraceae

Inula caspia Blum, **2n=16**. Юго-восточная часть, хр. Кугитек, 1500 м, Кочкарева, 1982 г., № 14 005.

I. helenium L., **2n=20**. Юго-восточная часть, долина р. Шуробдара, 1600 м, Кочкарева, Аманова, 1982, № 14 767.

Tragopogon capitatus S. Nikit., **2n=12**. Юго-восточная часть, отроги Вахшского хребта, 2300 м, Кочкарева, Степанова, Аманова, 1981 г., № 13 788.

T. vvedenskyi M. Pop. ex Pavl., **2n=12**. Юго-восточная часть, отроги Вахшского хребта, 2200 м, Кочкарева, Степанова, 1981 г., № 13 785.

T. krascheninnikovii S. Nikit., **2n=12**. Душанбе, Ботанический сад, 850 м, Астанова, 1983 г., № 647.

T. turkestanicus S. Nikit. ex Pavl., **2n=12**. Гиссарский хребет, Анзоб, 3400 м, Астанова, 1983 г., № 840.

T. paradoxus S. Nikit., **2n=12**. Юго-восточная часть, Пушионская возвышенность, 1300 м, Кочкарева, Степанова, 1981 г., № 13 175.

T. conduplicatus S. Nikit., **2n=12**. Окрестности оз. Искандеркуль, 2600 м, Бобораджабов, 1983 г., № 678.

Caryophyllaceae

Herniaria hirsuta L., **2n=36**. Юго-восточная часть, хр. Кугитек, 1400 м, Кочкарева, Степанова, 1981 г., № 13 982.

Silene gasimailikensis B. Fedtsch., **2n=24**. Юго-восточная часть, отроги Вахшского хребта, 1600 м, Кочкарева, Аманова, 1982 г., № 14 501.

Ebenaceae

Diospyros lotus L., **2n=30**. Восточная часть, Дарвазский хребет, южный склон, окр. Калаи-Хумб, 1600 м, Запрягаев, 1981 г., № 974.

---

[1] Экземпляры хранятся в Институте ботаники АН Таджикской ССР (TAD).

Linaceae

Linum mesostylum Juz., **2n=18**. Юго-восточная часть, хр. Кугитек, 1850 м, Юнусов, 1981 г., № 13 560.

Oleaceae

Jasminum revolutum Sims, **2n=52**. Дарвазский хребет, южный склон, 1100 м Запрягаев, 1981 г., № 238.

Lamiaceae

Betonica foliosa Rupr., **2n=16**. Юго-восточная часть, отроги Вахшского хребта, 1400 м, Юнусов, Кочкарева, 1980 г., № 12 584.

Lallemantia baldshuanica Gontsch., **2n=14**. Юго-восточная часть, Пушионская возвышенность, 1400 м, Кочкарева, Чевтаева, Степанова, 1981 г., № 14 202.

L. royleana (Benth.) Benth., **2n=14**. Гиссарский хребет, северный склон, 2300 м, Кочкарева, Астанова, 1979 г., № 9946.

Lagochilus schugnanicus Knorr., **2n=22**. Хорог, Рошткала, 3000 м, Запрягаев, 1980 г., № 1039.

Lycopus europaeus L., **2n=22**. Юго-восточная часть, долина р. Оби-Мазара, 1400 м, Кочкарева, Чевтаева, 1981 г., № 13 957.

Mentha pamiroalaica Boriss., **2n=18**. Гиссарский хребет, южный склон, 1200 м, Кочкарева, Астанова, 1978 г., № 11 306.

Phlomis betonicifolia Regel, **2n=20**. Южная часть, хр. Ходжа-Казьян, 900 м, Кинзикаева, Кочкарева, 1978 г., № 4919.

P. bucharica Regel, **2n=40**. Хр. Ходжа-Казьян, 1100 м, Кинзикаева, Кочкарева, 1977 г., № 4211.

P. fruticosa L., **2n=20**. Душанбе, Ботанический сад, 850 м, Астанова, 1982, № 539.

P. fruticetorum Gontsch., **2n=12**. Юго-восточная часть, отроги Вахшского хребта, 1800 м, Юнусов, Кочкарева, 1980 г., № 12 589.

Scutellaria iskanderi Juz., **2n=12**. Центральная часть, долина р. Искандеркуль, 2800 м, Юнусов, 1976 г., № 10 230.

S. bucharica Juz., **2n=20**. Юго-восточная часть, левобережье р. Оби-Мазара, 2000 м, Чевтаева, 1981 г., № 13740.

Stachys germanica L., **2n=30**. Хорог, Ботанический сад, 2400 м, Запрягаев, 1982, № 739.

Ziziphora brevicalyx Juz., **2n=12**. Хр. Ходжа-Казьян, 800 м, Кинзикаева, Кочкарева, 1976 г., № 3813; горы Могол-Тау, 700 м, Овчинников, Запрягаева, 1964, № 16 178.

Z. brevicalyx Juz., **2n=18**. Юго-восточная часть, отроги Вахшского хребта, 600 м, Кочкарева, Юнусов, 1980 г., № 12 495; Кураминский хребет, южный склон, 1700 м, Астанова, 1970 г., № 629.

Z. brevicalyx Juz., **2n=24**. Туркестанский хребет, северный склон ущелья Кусавли-Сай, 2400 м, Кочкарева, 1978 г., № 11 841.

Z. bungeana Juz., **2n=24**. Дарвазский хребет, юго-восточные отроги, 2200 м, Кочкарева, Каримова, 1977 г., № 11 182.

Z. interrupta Juz., **2n=16**. Хр. Тиряй, 1500 м, Кочкарева, Каримова, 1977 г., № 11 199.

Z. pamiroalaica Juz., **2n=16**. Бассейн р. Варзоб, устье р. Майхура, 1600 м, Кочкарева, Астанова, 1977 г., № 11 300.

Z. tenuior L., **2n=16**. Юго-восточная часть, долина р. Оби-Мазар, 1500 м, Кочкарева, 1980 г., № 13047.

Институт ботаники АН ТаджССР,
Душанбе.

Получено 19 I 1984.

УДК 511.1 : 576.312.32/.38 (571.61/.64) Бот. журн., т. 69, № 11

В. Н. Стародубцев

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ВИДОВ ФЛОРЫ ПРИМОРСКОГО КРАЯ

V. N. STARODUBTZEV. CHROMOSOME NUMBERS IN THE SPECIES OF THE FLORA OF PRIMORYE REGION

Aceraceae

Acer barbinerve Maxim., **2n=26**. Владивосток, долина р. Малая Седанка, Стародубцев, № 7803.[1]

A. mono Maxim., **2n=26**. Владивосток, долина р. Малая Седанка, Стародубцев, № 7852.

A. tegmentosum Maxim., **2n=26**. Владивосток, долина р. Малая Седанка, Стародубцев, № 7729.

Araliaceae

Acanthopanax sessiliflorus (Rupr. et Maxim.) Seem., **2n=48**. Владивосток, долина р. Малая Седанка, Стародубцев, № 7743.

Aralia mandshurica Rupr. et Maxim., **2n=24**. Владивосток, долина р. Малая Седанка, Стародубцев, № 7701.

Eleutherococcus senticosus (Rupr. et Maxim.) Maxim., **2n=48**. Владивосток, долина р. Малая Седанка, Стародубцев, № 7712.

Kalopanax septemlobus (Thunb.) Koidz., **2n=48**. Владивосток, долина р. Малая Седанка, Стародубцев, № 7732.

Berberidaceae

Berberis amurensis Maxim., **2n=28**. Владивосток, долина р. Малая Седанка, Стародубцев, № 7849.

Betulaceae

Carpinus cordata Blume, **2n=16**. Владивосток, долина р. Малая Седанка, Стародубцев, № 7706.

Caprifoliaceae

Lonicera praeflorens Batal., **2n=18**. Владивосток, долина р. Малая Седанка, Стародубцев, № 7719.

Grossulariaceae

Ribes mandshuricum (Maxim.) Kom., **2n=16**. Ольгинский р-н, верховья р. Аввакумовки, пойменный кедровник, Стародубцев, № 8360.

Fagaceae

Quercus mongolica Fisch. ex Ledeb., **2n=24**. Владивосток, долина р. Малая Седанка, № 7721.

Juglandaceae

Juglans manshurica Maxim., **2n=32**. Владивосток, долина р. Малая Седанка, Стародубцев, № 7718.

---

[1] Все процитированные образцы хранятся в Гербарии Ботанического сада ДВНЦ АН СССР, Владивосток.

Rosaceae

Crataegus maximowiczii Scheid., **2n=32.** Владивосток, долина р. Малая Седанка, Стародубцев, № 7730.

Malus mandshurica (Maxim.) Kom., **2n=34.** Владивосток, долина р. Малая Седанка, Стародубцев, № 7744.

Rutaceae

Phellodendron amurense Rupr., **2n=28.** Владивосток, долина р. Малая Седанка, Стародубцев, № 7706.

Ботанический сад ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 14 III 1984.

УДК 511.1 : 576.312.32/.38 (571.6)
Бот. журн., т. 69, № 11

Н. С. Пробатова, А. П. Соколовская

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ВИДОВ СЕМЕЙСТВ *ASTERACEAE, BRASSICACEAE, CARYOPHYLLACEAE, ORCHIDACEAE, RANUNCULACEAE, VITACEAE* С ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА СССР

N. S. PROBATOVA, A. P. SOKOLOVSKAYA. CHROMOSOME NUMBERS IN THE FAMILIES *ASTERACEAE, BRASSICACEAE, CARYOPHYLLACEAE, ORCHIDACEAE, RANUNCULACEAE, VITACEAE* FROM THE SOVIET FAR EAST

Asteraceae

Arnica sachalinensis (Regel) A. Gray, **2n=30.** Сахалин, Корсаковский р-н, 5 км к юго-востоку от пос. Озерск, берег оз. Большого Вавайского, Пробатова, 1980 г., № 5872, VLA.

Bidens parviflora Willd., **2n=48.** Приморский край, окраина г. Уссурийска, 5-й км, Пробатова, Рудыка, 1979 г., № 5625, VLA.

Boltonia lautureana Deb., **2n=90—92.** Приморский край: Хорольский р-н, окр. с. Ново-Бельмановка, Пробатова, 1980 г., № 5781, VLA; Надеждинский р-н, окр. с. Тереховка, Пробатова, Рудыка, 1982 г., № 6131, VLA.

Cirsium schantarense Trautv. et Mey., **2n=34.** Приморский край, Уссурийский р-н, окр. с. Каймановка, Безделева, 1979 г., № 5771, VLA.

C. vlassovianum Fisch., **2n=28.** Амурская обл., Селемджинский р-н, 13 км к югу от пос. Норск, левобережье р. Селемджи, Пробатова, 1976 г., № 4582, VLA; Хабаровский край, 28 км к востоку от г. Хабаровска, в окр. ж.-д. ст. Хехцир, Пробатова, 1976 г., № 4487, VLA. **2n=34.** Приморский край, Хасанский р-н, п-ов Гамова, бухта Троица, Пробатова, Рудыка, 1979 г., № 5702, VLA.

C. vulgare (Savi) Ten., **2n=68.** Сахалин, юго-западная окраина г. Южно-Сахалинска, в районе Ботанического сада, Пробатова, Рудыка, 1982 г., № 6316, VLA.

Dendranthema arcticum (L.) Tzvel., **2n=18.** Камчатская обл., Корякский национальный округ, Олюторский р-н, окр. пос. Апука, берег Олюторского залива, Соколовская, 1965 г., № 108, LECB; Сахалин, Анивский р-н, берег залива Анива, Соколовская, 1957 г., № 249, LECB.

Hieracium hololeion Maxim., **2n=18.** Приморский край, Хасанский р-н, 4 км от с. Андреевка, берег оз. Утиного, Пробатова, Рудыка, 1979 г., № 5706, VLA.

Leucanthemella linearis (Matsum.) Tzvel., **2n=18.** Приморский край, Хасанский р-н, 4 км от с. Андреевка, берег оз. Утиного, Пробатова, Рудыка, 1979 г., № 5533, VLA.

Saussurea firma (Kitag.) Kitam., **2n=26**. Приморский край, Уссурийский заповедник, гора Змеиная, Безделева, 1980 г., № 5770, VLA.

S. sachalinensis Fr. Schmidt, **2n=26**. Сахалин, Холмский р-н, окр. пос. Антоново, Соколовская, 1957 г., № 127, LECB (определение С. Ю. Липшица).[1]

Senecio sukaczevii Schischk., **2n=48**. Приморский край, окр. Владивостока, долина р. Лянчихе, Соколовская, 1962 г., № 215, LECB (определение Э. В. Бойко).[2]

Xanthium californicum Greene, **2n=36**. Приморский край, окраина г. Уссурийска, 5-й км, Пробатова, Рудыка, 1979, № 6033, VLA.

Brassicaceae

Cardamine leucantha (Tausch) O. E. Schulz, **2n=16**. Приморский край, окр. Владивостока, 13-й км, Соколовская, 1962 г., № 125, LECB; Сахалин, Анивский р-н, окр. пос. Ново-Александровска, Соколовская, 1957 г., № 5, LECB.

C. regeliana Miq., **2n=32**. Сахалин, Долинский р-н, окр. пос. Сокол, Соколовская, 1957 г., № 209, LECB.

C. trifida (Poir.) B. M. G. Jones (*Dentaria tenuifolia* Ledeb.), **2n=48**. Приморский край, п-ов Муравьева-Амурского, окр. ж.-д. ст. Океанская близ Владивостока, Соколовская, 1962 г., № 49, LECB.

Dontostemon hispidus Maxim., **2n=14**. Приморский край, Тернейский р-н, Сихотэ-Алинский заповедник, берег р. Заболоченной, Пробатова, 1979 г., № 5713, VLA.

Lepidium affine Ledeb. (*L. sibiricum* Schweigg.), **2n=16**. Приморский край, Владивосток, близ ж.-д. ст. Первая Речка, Пробатова, 1982 г., № 6212, VLA.

L. ruderale L., **2n=16**. Приморский край, залив Петра Великого, о. Попова, в поселке рыбокомбината, Пробатова, 1979 г., № 5645, VLA. **2n=32**. Сахалин, Анивский р-н, пос. Ново-Александровск, Пробатова, Рудыка, 1982 г., № 6326, VLA.

Neurotoma nudicaule (L.) DC., **2n=28**. Камчатская обл., Корякский национальный округ, Олюторский р-н, окр. пос. Тиличики, вершина горы Продолговатой, Соколовская, 1965 г., № 41, LECB.

Sisymbrium luteum (Maxim.) O. E. Schulz, **2n=28**. Приморский край, п-ов Муравьева-Амурского, близ ж.-д. платформы Чайка у Владивостока, Пробатова, Рудыка, 1980 г., № 5873, VLA.

Caryophyllaceae

Fimbripetalum radians (L.) Ikonn. (*Stellaria radians* L.), **2n $\geqslant$ 70**. Приморский край, п-ов Муравьева-Амурского, близ ж.-д. платформы Чайка у Владивостока, Пробатова, Рудыка, 1980 г., № 5669, VLA. **2n $>$ 110**. Хабаровский край, Ульчский р-н, юго-восточный берег оз. Удыль в 8 км от устья протоки Ухта, Пробатова, Соколовская, 1981 г., № 5904, VLA.

Lychnis fulgens Fisch. ex Curt. **2n=24**. Приморский край, п-ов Муравьева-Амурского, в р-не ж.-д. ст. Океанская, Соколовская, 1962 г., № 331, LECB.

Stellaria bungeana Fenzl, **2n=26**. Приморский край, 40 км к западу от пос. Раздольное, окр. с. Кравцовка, долина р. Грязной, Пробатова, 1980 г., № 5695, VLA.

Orchidaceae

Cephalanthera longibracteata Blume, **2n=30—32**. Приморский край, Хасанский р-н, заповедник «Кедровая падь», Соколовская, 1962 г., № 316, LECB.

---

[1] Это растение, собранное в нецветущем состоянии, ранее было указано как «*Senecio octoglossus*» (Соколовская, 1960).

[2] Ранее (Соколовская, 1966) этот образец был определен как «*Senecio amurensis* Schischk.».

Cypripedium calceolus L., **2n=20**. Приморский край: п-ов Муравьева-Амурского, окр. ж.-д. ст. Океанская, по склону хр. Богатая Грива, Соколовская, 1962 г., № 243, LECB; там же, № 244, LECB.

C. guttatum Sw., **2n=20**. Приморский край, п-ов Муравьева-Амурского, окр. ж.-д. ст. Океанская близ Владивостока, склон хр. Богатая Грива, Соколовская, 1962 г., № 239, LECB.

C. macranthon Sw., **2n=20**. Приморский край: п-ов Муравьева-Амурского, окр. ж.-д. ст. Океанская у Владивостока, склон хр. Богатая Грива, Соколовская, 1962 г., № 237, LECB; там же, № 240, LECB; там же, № 242, LECB; Хасанский р-н, южная часть, Соколовская, 1962 г., № 286, LECB.

C.×ventricosum Sw. (*C. macranthon×C. calceolus*), **2n=20**. Приморский край, п-ов Муравьева-Амурского, склон хр. Богатая Грива, Соколовская, 1962 г., № 241, LECB.

C. yatabeanum Makino, **2n=20**. Камчатка, Елизовский р-н: окр. пос. Начики, Соколовская, 1959 г., № 71, LECB; Авачинский вулкан, на высоте около 1100 м над ур. м., Пробатова, Рудыка, 1982 г., № 6068, VLA.

Ranunculaceae

Atragene koreana (Kom.) Kom. (*Clematis koreana* Kom.), **2n=16**. Приморский край, Хасанский р-н, Дальневосточный морской заповедник, мыс Остреноно, Коркишко, 1981 г., VLA.

Caltha membranacea (Turcz.) Schipcz., **2n=32**. Приморский край, Надеждинский р-н, окр. пос. Вольно-Надеждинского, Пробатова, Рудыка, 1978 г., № 4929, VLA (определение В. Н. Ворошилова).

Clematis fusca Turcz., **2n=16**. Хабаровский край, Ульчский р-н, юго-восточный берег оз. Удыль в 25 км от устья протоки Ухта, Пробатова, Соколовская, 1981 г., № 5919, VLA.

Pulsatilla ajanensis Regel et Til., **2n=16**. Хабаровский край, Ульчский р-н, 9 км ниже с. Булава, берег Амура у мыса Аури, Пробатова, Рудыка, 1978 г., № 5311, VLA (определение В. Н. Ворошилова).

Ranunculus sceleratus L., **2n=56**. Сахалин, Анивский р-н, окр. г. Анива у с. Песчанского, Пробатова, Рудыка, 1982 г., № 6249, VLA.

Semiaquilegia manshurica Kom., **2n=14**. Приморский край, п-ов Муравьева-Амурского в р-не ж.-д. ст. Океанская, Соколовская, 1962 г., № 48, LECB.

Vitaceae

Ampelopsis japonica (Thunb.) Makino, **2n=40**. Приморский край, Пограничный р-н, 10 км к востоку от с. Комиссарово, Соколовская, 1962 г., № 392, LECB.

Parthenocissus tricuspidata (Siebold et Zucc.) Planch., **2n=40**. Приморский край, Хасанский р-н, южная часть, Голубиный утес, Соколовская, 1962 г., № 299, LECB.

ЛИТЕРАТУРА

Соколовская А. П. Географическое распространение полиплоидных видов растений. (Исследование флоры о. Сахалина). — Вестн. ЛГУ, 1960, сер. биол., вып. 4, № 21, с. 42—58. — *Соколовская А. П.* Географическое распространение полиплоидных видов растений. Исследование флоры Приморского края. — Вестн. ЛГУ, 1966, сер. биол., вып. 1, № 3, с. 92—106.

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР,
Владивосток,
Ленинградский государственный университет

Получено 7 XII 1983.

УДК 576.312.32/38 : 582.738 (571.6)

Н. Н. Гурзенков, Н. С. Павлова

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДОВ *ASTRAGALUS* И *OXYTROPIS* (*FABACEAE*) С ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА СССР

N. N. GURZENKOV, N. S. PAVLOVA. CHROMOSOME NUMBERS IN THE REPRESENTATIVES OF THE GENERA *ASTRAGALUS* AND *OXYTROPIS* (*FABACEAE*) FROM THE FAR EAST OF THE USSR

Astragalus alpinus L., **2n=16**. Камчатская обл.: о. Карагинский, Гурзенков, Горовой, 1969 г.; окр. с. Малка, Гурзенков, Горовой, 1969 г.[1]

A. davuricus (Pall.) DC., **2n=16**. Приморский край, Хасанский р-н, берег р. Нарвы, Павлова, 1967 г.

A. frigidus (L.) A. Gray, **2n=16**. Хабаровский край, Аяно-Майский р-н, окр. пос. Аян, Павлова, 1969 г.

A. japonicus Boiss., **2n=48**. Курильские острова, о. Итуруп, бухта Сопочная, Павлова, 1968 г.

A. kolymensis Jurtz., **2n=64**. Магаданская обл., Тенькинский р-н, окр. пос. Усть-Омчуг, Павлова, 1969 г.

A. marinus Boriss., **2n=16**. Приморский край: Дальнегорский р-н, окр. пос. Рудная Пристань, Павлова, 1969 г.; окр. г. Находка, Павлова, 1970 г.

A. membranaceus (Fisch.) Bunge, **2n=16**. Приморский край: Надеждинский р-н, окр. пос. Раздольное, Павлова, 1969 г.; с. Тереховка, Павлова, 1968 г.; Дальнегорский р-н, окр. пос. Рудная Пристань, Павлова, 1969 г.

A. sachalinensis Bunge, **2n=16**. Сахалин, окр. пос. Агнево, Павлова, 1970 г.

A. sachalinensis var. *pubescens* N. S. Pavlova, **2n=32**. Сахалинская обл., о. Монерон, бухта Южная, Павлова, 1966 г.

A. schelichowii Turcz., **2n=16**. Камчатская обл., пос. Малка, р. Быстрая, Гурзенков, Горовой, 1969 г.; Магаданская обл., Тенькинский р-н, Павлова, 1969 г.; Амурская обл., Селемджинский р-н, окр. пос. Экимчан, долина р. Селемджи, Гурзенков, Горовой, 1965 г.; Приморский край, окр. пос. Лазо, Горовой, 1967 г.; Сахалинская обл., Поронайский р-н, берег р. Матросовки, Павлова, 1966 г.

A. shinanensis Ohwi, **2n=16**. Сахалинская обл., Поронайский р-н, окр. ж.-д. ст. Матросово, Павлова, 1970 г.

A. tumninensis N. S. Pavlova et Bassargin, **2n=48**. Хабаровский край, Совгаванский р-н, окр. ж.-д. ст. Тумнин, гора Айча, 1200 м над ур. м., Павлова, 1972 г.

A. uliginosus L., **2n=16**. Приморский край: Лазовский р-н, окр. пристани Преображение, Уланова, 1966; Хасанский р-н, берег р. Нарвы, Павлова, 1967 г.; Ольгинский р-н, окр. пос. Ольга, Павлова, 1970 г.

Oxytropis chankaensis Jurtz., **2n=32**. Приморский край, Ханкайский р-н, окр. пос. Турий Рог, берег оз. Ханка, Павлова, 1965 г.

O. czukotica Jurtz., **2n=16**. Камчатская обл., Усть-Камчатский р-н, вулкан Ключевской, Павлова, 1968 г.

O. kamtschatica Hult., **2n=96**. Камчатская обл., Усть-Камчатский р-н, вулкан Ключевской, среднее течение ключа Киркурич, Павлова, 1968 г.

O. mandshurica Bunge, **2n=16**. Приморский край: Дальнегорский р-н, окр. пос. Рудная Пристань, Павлова, 1969 г.; Кавалеровский р-н, окр. пос. Зеркальный, близ устья р. Зеркальной, Павлова, 1969 г.; Ольгинский р-н, берег моря у пос. Ольга, Павлова, 1969 г.

O. maydelliana Trautv., **2n=96**. Хабаровский край, Охотский р-н, окр. пос. Охотск, Павлова, 1969 г.

O. retusa Matsum., **2n=16**. Курильские острова, о. Шикотан, бухта Горобец у пос. Крабозаводска, Павлова, 1969 г.

---

[1] Все процитированные образцы хранятся в Гербарии Тихоокеанского института биоорганической химии Дальневосточного научного центра (ТИБОХ ДВНЦ) АН СССР, Владивосток.

O. revoluta Ledeb., **2n=16.** Камчатская обл., Усть-Камчатский р-н, вулкан Ключевской, Павлова, 1965 г.; Елизовский р-н, гора Маяк, Горовой, Гурзенков, 1969 г.

O. ruthenica Vass., **2n=16.** Приморский край: Ольгинский р-н, окр. с. Ново-Николаевка, Павлова, 1969 г.; о. Аскольд в заливе Петра Великого, Павлова, 1968 г.

O. tilingii Bunge, **2n=16.** Хабаровский край, Аяно-Майский р-н, окр. пос. Аян, Павлова, 1969 г.

O. todomoshiriensis Miyabe et Miyake, **2n > 64.** Сахалинская обл., о. Монерон, бухта Южная, Павлова, 1966 г.

O. trautvetteri Meinsh., **2n=16.** Хабаровский край, Аяно-Майский р-н, у пос. Аян, Павлова, 1969 г.

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 1 II 1984.

УДК 511.1 : 576.312.32/.38 : 582.675 (479.22) Бот. журн., т. 69, № 11

Р. И. Гагнидзе, М. В. Чурадзе

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СЕКЦИИ *CHYSANTHE* РОДА *RANUNCULUS* (*RANUNCULACEAE*) ГРУЗИИ

R. I. GAGNIDZE, M. V. CHURADZE. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME SPECIES OF THE SECTION *CHYSANTHE* OF THE GENUS *RANUNCULUS* (*RANUNCULACEAE*) FROM GEORGIA

Ranunculus abchasicus Freyn, **2n=16.** Верхняя Сванетия, урочище Шерген, хр. Хелари, Лелашхи, 2950—3000 м над ур. м., Чурадзе, 1975 г., № 49, TB.

R. buhsei Boiss. (=*R. astrantiifolius* (Rupr.) Boiss. ex Trautv., *R. trisectilis* Ovcz., *R. scherosii* Kem.-Nath.), **2n=16.** Верхняя Сванетия: Хашпали, 1950 м над ур. м., Чурадзе, 1975 г., № 59, TB; Лашхраш, Чурадзе, 1975 г., № 69, 70, 72, TB; урочище Шерген, хр. Хелари, Лелашхи, 2950 м над ур. м., Чурадзе, 1975 г., № 48, TB.

R. cappadocicus Willd. (=*R. ampelophyllus* Somm. et Levier), **2n=16.** Мегрелия: Асхи, Кочури Ква, Чурадзе, 1974 г., № 37, TB; Асхи, Натуркулари, Чурадзе, 1974 г., № 40, TB.

R. grandiflorus L. (=*R. anemonifolius* DC., *R. elegans* C. Koch, *R. georgicus* Kem.-Nath.), **2n=16.** Окр. Тбилиси, Кикети, Чурадзе, 1976 г., № 99, TB.

R. grossheimii* Kolak., **2n=16. Абхазия, ущелье р. Юпшара, Гагнидзе, Челидзе, Шетекаури, 1980 г., № 925, 927, 928, TB, TBI. Мегрелия, Худони, гора Цулиши, 1000 м над ур. м., Гагнидзе, Челидзе, 1977 г., № 858, TB, TBI.

R. helenae* Albov, **2n=16. Абхазия, Гагрский хребет, известняковое плато Берчиль, 2200 м над ур. м., на скалах, Чурадзе, 1983 г., № 185, 187, TBI, TB.

R. lojkae Somm. et Levier, **2n=16.** Южная Осетия, Кельский перевал, 3100 м над ур. м., Гагнидзе, Мцхветадзе, Шетекаури, Ликокели, 1982 г., № 985, TB, TBI.

R. oreophilus Bieb., **2n=16.** Рача: Мамисонский перевал, 2900—3100 м над ур. м., Гагнидзе, Челидзе, Шетекаури, 1982 г., № 49, TB, TBI; Накеральский хребет, 1200 м над ур. м., Гагнидзе, Челидзе, 1975 г., № 638, TB, TBI. Сванетия, Тюб-Машар, 3150 м над ур. м., Челидзе, Чхеидзе, 1975 г., № 736, TB, TBI. **2n=24.** Южная Осетия, Эрмани, 2300 м над ур. м., Гагнидзе, Шетекаури, Челидзе, 1982 г., № 982, TB, TBI.

---

* Звездочкой показано, что числа хромосом приводятся впервые.

R. polyanthemos L. (=*R. meyerianus* Rupr.), **2n=16**. Верхняя Сванетия: Пари, Чурадзе, 1974 г., № 41, ТВ; Хашпали, 1950 м над ур. м., Чурадзе, 1975 г., № 62, ТВ.

R. raddeanus Regel (=*R. sommieri* Albov), **2n=16**. Абхазия, Авадхара, Чурадзе, 1976 г., № 100, 102, 103, 106, 107, ТВ; Бамбеяшта, 1900—2000 м над ур. м., Гагнидзе, Челидзе, Шетекаури, 1980 г., № 915, ТВ, ТВІ. Мегрелия: Гегечкори, Квибиа, Натуркулари, Чурадзе, 1974 г., № 29, ТВ; Гегечкори, Асхи, Кармайдани, Чурадзе, 1974 г., № 35, ТВ. Верхняя Сванетия, Ацвали, 1900 м над ур. м., Чурадзе, 1975 г., № 65, ТВ. Южная Осетия: Кельский перевал, 3100 м над ур. м., Гагнидзе, Мцхветадзе, 1982 г., № 998, ТВ, ТВІ; окр. оз. Кель, 2900 м над ур. м., Гагнидзе, Мцхветадзе, Ликокели, Шетекаури, 1982 г., № 995, ТВ, ТВІ.

R. repens L., **2n=16**. Абхазия, Авадхара, Чурадзе, 1976 г., № 101, ТВ. Верхняя Сванетия, между Кала и Ушгули, 1900 м над ур. м., Чурадзе, 1975 г., № 53, ТВ.

R. svaneticus Rupr., **2n=16**. Верхняя Сванетия, гора Дадияши, 2500—2800 м над ур. м., Гагнидзе, Чхеидзе, 1975 г., № 763, ТВ; там же, Чурадзе, 1975 г., № 81, 88, 89. ТВ.

Институт ботаники АН ГССР,
Тбилисский государственный университет.

Получено 19 I 1984.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.524

Т. А. Работнов. Фитоценология. 2-е изд. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1983. 296 с. Т. 4460. Ц. 1 р. 20 к.

E. M. LAVRENKO. *T. A. RABOTNOV.* PHYTOCOENOLOGY.
2d EDITION. 1983

Первое издание рецензируемого учебника уже сыграло свою значительную роль в преподавании фитоценологии — основного раздела того цикла наук, который раньше назывался геоботаникой, а ныне — экологией растительного покрова и его слагающих — растительных сообществ. Геоботаника охватывает также вопросы географии и истории растительного покрова и некоторые вопросы биогеоценологии. Работа Т. А. Работнова была принята в большинстве университетов нашей страны в качестве основного учебника. В настоящее время она переведена на польский язык.

По своей композиции (разделение на главы) 2-е издание мало отличается от 1-го. Число печатных листов почти не изменилось — в первом издании их 24, а во втором — 24.5. Существенно (в лучшую сторону) изменился облик издания: первое издание полиграфически было оформлено хуже.

Автор книги — Работнов — выдающийся советский геоботаник и эколог, недавно избранный почетным членом Британского экологического общества, эрудит в области мировой литературы по этим наукам. Следует также подчеркнуть, что он является одним из ведущих экспериментаторов-фитоценологов нашей страны. Главными объектами изучения Работнова были луга, они же были объектами экспериментов.

Свою работу автор посвящает светлой памяти В. Н. Сукачева.

Весь материал книги излагается в 6 главах: 1. Взаимоотношения между растениями и их консортами. 2. Взаимоотношения между растениями в фитоценозах. 3. Организация фитоценозов. 4. Продуктивность фитоценозов. 5. Смены фитоценозов во времени. 6. Классификация и ординация.

Глава 1 (с. 14—62) содержит следующие разделы: Взаимоотношения между растениями и грибами, взаимоотношения растений с прокариотами, консортивные связи с синезелеными водорослями (цианобактериями). Консортивные связи автотрофных растений с сосудистыми растениями; (sic!).[1] Взаимоотношения между растениями и животными. Участие почвенных беспозвоночных в разложении и минерализации отмерших растений. Трансбиотические взаимоотношения. Значение воздействия животных на растения для организации фитоценозов.

Уже одно перечисление разделов этой обширной главы свидетельствует о том, что в последние 2—3 десятилетия консортивные связи усиленно изучались как отечественными, так и зарубежными исследователями и ими накоплен исключительно большой материал. Особенное внимание автор уделяет связям основного ядра — консорции зеленого растения, преимущественно из высших растений, с теми его консортами, которые имеют отношение к зольному и азотному питанию. Пожалуй, еще ни в одном учебнике по фитоценологии и геоботанике эти вопросы не рассматривались с такой полнотой и подробностью, как в этом.

---

[1] Название выбрано неудачно: речь идет о взаимоотношениях автотрофов с гетеротрофами — паразитами из сосудистых растений, а также с эпифитами и лианами, которые также являются автотрофами.

По существу вопрос о консортивных связях различных организмов не является разделом фитоценологии в ее узком смысле, а принадлежит к проблемам более общей науки — биоценологии, в задачи которой входит изучение взаимоотношений между всеми организмами (от бактерий до хищников из млекопитающих) в связи с условиями среды. Тем не менее наличие такой главы в учебнике не только желательно, но и необходимо — вопрос только в ее месте в общей композиции учебника по фитоценологии; скорее она должна следовать за второй главой.

В главе 2 (с. 63—108) рассматривается очень широкий круг вопросов, а именно: контактные взаимоотношения, трансбиотические взаимодействия; конкуренция из-за средств жизни; аллелопатия — благоприятное влияние одних видов растений на поглощение другими видами элементов зольного питания; трансбиотические взаимоотношения; совокупное воздействие растений, входящих в состав фитоценоза, на экотоп — образование фитосреды; конкурентная способность видов растений; результаты влияния растений друг на друга при совместном произрастании в фитоценозах. В данной главе, как и во всех последующих, широко использованы не только личные наблюдения автора, но и литературные данные отечественных и зарубежных ученых.

Большинство разделов главы носят биоценотический и даже биогеоценотический характер. Много внимания уделяется вопросам аллелопатии — разделу биогеоценологии, который продолжает интенсивно развиваться.

Следует подчеркнуть, что в этих первых двух главах описываемые биоценотические и биогеоценотические явления анализируются с позиций фитоценолога — влияние их на фитоценоз, структуру и т. д.

В главе 3 (с. 109—195), в высшей степени содержательной, очень подробно рассмотрены все вопросы структурной организации как фитоценозов, так частично и растительного покрова в целом.

Перечислим основные разделы этой главы: Состав фитоценозов: флористический состав, флористическая полночленность и неполночленность, экобиоморфный состав, различия в ценотической значимости видов в фитоценозах. ценотические популяции; Структура фитоценозов: вертикальное распределение органов растений в фитоценозе, внутриценозные структурные образования; Изменчивость фитоценозов: суточная изменчивость, сезонная изменчивость; флуктуации (разногодичная изменчивость фитоценозов), возрастные изменения, локальные изменения, связанные с завершением жизненного цикла растений и нарушениями.

С особым вниманием в этой главе обсуждается вопрос о фитоценотипах, т. е. роль отдельных видов растений в фитоценозах.

Работнов приводит три системы выделения фитоценотипов: J. Braun-Blanquet и J. Pavillard (1925), В. Н. Сукачева (1928) и Л. Г. Раменского (1938). Более подробно он останавливается на классификациях фитоценотипов, предлагаемых Сукачевым и Раменским. Раменский выделяет 3 типа: виоленты, патиенты и эксплеренты, для большей убедительности уподобляя их животным — льву, верблюду и шакалу. Конечно, выделение этих 3 типов недостаточно, поэтому естественно, что Работнов предлагает разделение их на довольно многочисленные подтипы. Все эти замечания автора по отношению к классификации Раменского весьма убедительны. Конечно, эти три классификации фитоценотипов являются основными, однако они не охватывают всех классификационных построений фитоценотипов, разработанных советскими геоботаниками. Так, например, существует довольно детальная и, может быть, несколько громоздкая классификация фитоценотипов, предложенная Б. А. Быковым (1983). Он попытался включить в нее и некоторых животных, консорционно связанных с растениями. Таким образом, он приблизился к выделению биоценотипов.

Сильно дополненная Работновым классификация фитоценотипов Раменского может быть принята за основу, но использование ее сильно затруднено из-за отсутствия терминов для выделенных Работновым подразделений.

Очень подробно изложен раздел о ценотических популяциях. Изучение популяционной структуры фитоценозов — одна из задач фитоценологии. Эта тема очень близка научным интересам Работнова, так как он является зачинателем разработки данного направления в нашей стране. Особенно большие исследования по изучению популяций он провел на остепненных лугах северного склона Большого Кавказа в районе Минеральных вод.

В главе 3 рассматривается также вопрос о стратегии жизни растений. Нам представляется, что как автор этой книги, так и цитированные им предшественники понимают ее слишком узко. Снова возвращаясь к фитоценотипам Раменского и ряда других авторов, Работнов рассматривает стратегию жизни с точки зрения положения видов в ценозе, главным образом учитывая изменения эколого-биологических свойств их семян и проростков.

Я полагаю, что под стратегией жизни необходимо понимать всю совокупность биологических и экологических свойств видов растений, которые позволяют им существовать в определенных условиях, т. е., иначе говоря, рассматривать все их эколого-адаптационные свойства. Сюда, в частности, относятся и все те признаки, которые позволяют существовать этим растениям в условиях макроклимата — тундры, темнохвойной тайги, степей и пустынь (Лавренко, 1944).

В интересном и очень подробном разделе о флуктуациях Работнов дает довольно широкое понимание их, включая не только кратковременные погодичные изменения, связанные с неодинаковыми метеорологическими условиями по годам или в течение 11-летних периодов солнечной активности, но также зоогенные, антропогенные и другие изменения, которые обычно принято относить к сукцессиям. Я считаю, что к флуктуациям необходимо относить только те изменения в составе и структуре сообществ, которые связаны с колебаниями метеорологических элементов из года в год или в течение 11-летнего периода.

Возвращение к исходному состоянию при зоогенных и большинстве антропогенных сукцессий длится несколько десятилетий. Следовало бы также подчеркнуть, что флуктуации, а отчасти и более кратковременные многие зоогенные сукцессии «вписаны» в норму существования любого сообщества.

Я полностью согласен с автором, что между флуктуациями и сукцессиями существуют переходы.

Глава 4 (с. 196—203) написана очень кратко, но тем не менее она дает общее представление об очень важном для всего органического мира процессе — продуктивности растений.

В главе 5 (с. 204—256), довольно большой, подробно характеризуются первичные сукцессии и гораздо более подробно — вторичные.

Раздел о первичных сукцессиях основывается преимущественно на воззрениях известного американского ботаника Ф. Клементса. Работнов совершенно справедливо считает его одним из основателей учения о сменах растительности во времени. В разделе о вторичных сукцессиях рассматривается очень подробно следующий круг вопросов: сингенез, эндоэкогенетические (автогенные) сукцессии, экзогенные (аллогенные) смены. Это перечисление дает представление о всех типах вторичных сукцессий, существование которых признается автором. Следует отметить, что сингенез Работнов рассматривает в более широком аспекте, чем это делал Сукачев — автор данного термина, связывавший эти сукцессии только с формированием ранних стадий растительности на свободных территориях (зарастание заброшенных участков пашни, разбитых песков, отмелей и пр.). Работнов считает, что сингенез существует во всех процессах сукцессионного развития при появлении в растительных сообществах новых видов естественным или искусственным путями. С таким пониманием сингенеза можно согласиться.

Я считаю, что к особому типу сукцессий нужно отнести изменения, происходящие при заповедывании территорий при полном снятии влияния человека на растительность (отсутствие сенокошения, выпаса и т. д.). Этот процесс наиболее хорошо изучен в степях европейской части СССР, где при абсолютном заповедывании территории участки, занятые луговыми и разнотравно-типчаково-ковыльными степями, превращаются в сообщества с господством корневищных луговых или лугово-степных злаков (*Elytrigia repens*, *Bromopsis inermis*, *B. riparia*, *Calamagrostis epigeios* и т. д.).

Как теперь известно, это связано с накоплением мощной подстилки, которая уменьшает испарение с поверхности почвы и тем самым повышает количество влаги в ней, способствуя мезофитизации (олуговению) растительности. Я называю этот тип смены резерватогенным, или резерватным (Лавренко, 1980).

В данной главе, как и в предыдущих Работнов особенно большое внимание уделяет изменению зольного и азотного питания растений в связи со сменой растительных сообществ.

В последней, 6-й главе (с. 257—279), небольшой по объему, Работнов рассматривает следующие вопросы: ассоциация — основная единица растительности; основные подходы к классификации растительности: экологические классификации, физиономически-экологические, динамически-генетические классификации, филоценогенез и филоценогенетические классификации, флористические и биогеоценотические классификации; представление о непрерывности растительного покрова, ординация; типы территориальных объединений фитоценозов.

Обилие подходов к классификации растительности связано с тем, что объекты классификации остаются далеко не однозначными, происходит то или иное наложение смежных понятий, таких, как фитоценоз, биоценоз, биогеоценоз. Так, например, приведенная в работе классификация пойменной растительности К. А. Куркина является по существу биогеоценотической. В целом настоящая глава дает краткое представление о всех существующих подходах к классификации растительности в их общем виде.

В конце работы даются литература, предметный указатель всех терминов с приведением страниц, где они упоминаются, а также указатель сосудистых растений флоры СССР, упомянутых в тексте. Можно лишь пожалеть, что список литературы оказался неполным, на что указывает в Предисловии сам автор.

Вообще «дамоклов меч» заданного размера листажа чувствуется в этом очень интересном руководстве по фитоценологии, и можно лишь сожалеть о том, что автор был ограничен объемом издания.

В качестве пожелания при переиздании книги следует хотя бы в кратком изложении подчеркнуть значение фитоценологии в деле охраны природы, организации заповедников и мониторинга.

Работнов создал современное руководство по фитоценологии нового типа, которое может быть использовано не только студентами и аспирантами, но и всеми научными работниками фитоценологами и экологами.

ЛИТЕРАТУРА

Быков Б. А. Экологический словарь. Алма-Ата: Наука, 1983. 215 с. — *Лавренко Е. М.* Очередные теоретические задачи советской геоботаники. — Сов. бот., 1944, № 4—5, с. 3—19. — *Лавренко Е. М.* Степи. — В кн.: Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980, с. 203—270. — *Раменский Л. Г.* Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1983. 620 с. — *Сукачев В. Н.* Растительные сообщества. (Введение в фитосоциологию). 4-е изд. доп. Л.; М.: Книга, 1928. 232 с. — *Braun-Blanquet J.*, *Pavillard J.* Vocubulaire des sociologie vegetale. 2^{e} ed. Montpelier, 1925. 22 p.

Е. М. Лавренко.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 13 III 1984.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9 (234.83)

Бот. журн., т. 69, № 11

Охрана и рациональное использование растительных ресурсов на Севере. Тр. Коми филиала АН СССР, № 56. — Сыктывкар: 1982. 136 с. Т. 500. Ц. 55 к. Ротапринт.

V. G. SERGIENKO. (*A REVIEW*). PROTECTION AND RATIONAL USE OF PLANT RESOURCES IN THE NORTH. 1982

Европейский северо-восток разнообразен по геоморфологическим, геологическим и флористическим условиям и перспективен в отношении промышленного и сельскохозяйственного освоения. В связи с этим эта территория нуждается в обеспечении охраны не только растительных ресурсов, но и природы в целом. В 1982 г. вышла в свет «Красная книга» Коми АССР, содержащая сведения о 126 ценных и редких (декоративных, лекарственных, пищевых) видах растений, а также о 30 видах животных.

В связи с увеличивающимся техногенным воздействием встают вопросы охраны растительного покрова и его рационального использования. Этим проблемам и посвящен рецензируемый сборник, состоящий из Введения и 14 статей. Материалы, помещенные в сборнике, представляют собой обобщенные результаты многолетних исследований ботаников Института биологии Коми филиала АН СССР по вопросам, касающимся охраны растительного покрова и его рационального использования на территории севера европейской части СССР. В подготовке сборника приняли участие 19 авторов. Все статьи сборника можно разделить на три категории. В одних рассматриваются редкие растительные сообщества, нуждающиеся в охране. Во вторых приводятся новые флористические находки редких и ценных в народнохозяйственном отношении растений, а также видов, имеющих границы ареала на территории Коми АССР. В третьих обсуждаются проблемы рационального использования и воспроизводства лесных, природных и сеяных лугов, а также болотных растительных ресурсов.

В статье Н. И. Непомилуевой, А. Н. Лащенковой и Р. Н. Алексеевой «Состояние и проблемы охраны растительного покрова на европейском северо-востоке» (с. 4—18) анализируются современное состояние и сложившиеся формы охраны флоры и растительности северо-востока европейской части СССР, к числу которых относятся заповедники, заказники, заповедные урочища, памятники природы и леса I группы. К уже имеющимся на территории Коми АССР и Архангельской обл. заповедникам и заказникам авторы предлагают добавить 28 ботанических объектов различного ранга, которые подлежат охране. Это продиктовано тем, что существующая система охраняемых территорий не обеспечивает сохранения всего разнообразия ландшафтов. Например, в Ненецком автономном округе практически отсутствуют охраняемые тундровые, лесотундровые и скальные территории, а постоянно охраняемые участки в Коми АССР составляют лишь 0.04% всей площади республики.

В статье А. Н. Лавренко «Новые флористические находки на северо-востоке европейской части СССР» (с. 19—27) приведены данные о находках 20 видов растений в районе Среднего Тимана, Югорского п-ова, Прилузья и Вычегды, дополняющие представления о распространении этих видов на северо-востоке европейской части СССР. Бо́льшая часть приведенных таксонов находится на одной из границ ареала или произрастает изолированно от основной области распространения. Автор приводит два новых для региона вида.

Статья А. Н. Лащенковой и Н. И. Непомилуевой «Редкие растительные сообщества Среднего Тимана, нуждающиеся в охране» (с. 28—36) обосновывает выделение 18 еловых, лиственнично-еловых, луговых и скально-луговых заказников с уникальным реликтово-скальным комплексом в бассейнах рек Мезенской Пижмы, Цильмы, Печорской Пижмы и Мылы, расположенных в пределах подзоны северной тайги. Район изобилует выходами карбонатных пород, на которых поселяются виды реликтового флористического комплекса, не свойственные зональному типу растительности — северной тайге.

З. Г. Улле в статье «О флористическом комплексе на известняках в бассейне Белой Кедвы» (с. 37—47) приводит список сосудистых растений, собранных на известняках коренных берегов Белой Кедвы. Здесь отмечено 192 вида растений. Около 28% всех видов являются географическими реликтами, изучение которых важно для решения вопросов истории формирования флоры Тимана. Исследованный район предлагается охранять в качестве заказника «Белая Кедва».

Г. В. Железнова в статье «Бриофлора известняковых обнажений Среднего Тимана» (с. 48—56) приводит результаты изучения мохообразных на берегах рек Печорской Пижмы, Цильмы, Белой Кедвы и верховьев Мезени; здесь обнаружено 107 кальцефильных видов печеночных и листостебельных мхов, из которых 27 видов — новые для бриофлоры республики. Автор приводит сведения о встречаемости видов на участках обнажений, о приуроченности их к экотопам и о географической структуре комплекса. Доминируют бореальные виды (31%), высока роль арктоальпийских (22%), горных (21%) и гипоаркто-альпийских (12%) видов.

Краткое сообщение Б. И. Груздева и Т. А. Бобылевой «Пограничные и редкие виды растений в бассейне р. Лузы» (с. 57—63) знакомит нас с географической характеристикой бореальной флоры в окрестностях горы Лузы, расположенной в подзоне средней тайги. Около 70 видов флоры являются редкими и находятся у северных или восточных пределов своего распространения.

Интересной является статья Т. Г. Мелеховой и А. И. Мелехова «Редкие и исчезающие виды флоры СССР в Ботаническом саду Сыктывкарского госуниверситета» (с. 64—70), в которой приводятся результаты содержания в культуре многих редких видов флоры СССР. В коллекции сада насчитывается 50 видов охраняемых растений, из них 20 — объекты охраны общесоюзного значения. В статье рассмотрены вопросы размножения, биологии прорастания семян и внедрения в практику озеленения видов природной флоры, нуждающихся в охране.

Целая серия статей посвящена проблемам продуктивности и рационального использования лесных, луговых ресурсов и решению вопросов лесоразработок, лесовосстановления и кормопроизводства. В статье Р. Н. Алексеевой «Урожайность клюквы на болотах средней тайги (бассейн р. Вычегды)» (с. 71—79) приводятся фитоценологическая характеристика пробных площадей на клюквенном болоте, результаты фенологических наблюдений за развитием клюквы, ее урожайностью, которая зависит от биологической периодичности плодоношения.

Статья В. Б. Ларина «Проблемы рационального использования и воспроизводства лесных ресурсов в Коми АССР» (с. 80—85) посвящена анализу современного состояния лесопользования и лесовосстановления на территории Коми АССР. Н. А. Рыжова в статье «Долинные леса р. Вычегды» (с. 86—94) дала оценку состояния лесных фитоценозов и прогноз их динамики при возможном изменении условий увлажнения долины реки. Н. С. Котелина, Ю. М. Шехонин и И. Б. Арчегова в сообщении «Долголетние луга среднетаежной подзоны Коми АССР» (с. 95—105) показали возможность многолетнего продуктивного существования сеяных лугов на различных типах почв и окультуренных болотах при высокой питательной ценности трав. В. А. Мартыненко в работе «Видовой состав растений пойменных лугов р. Мезени» (с. 106—112) привела геоботаническую характеристику лугов и показала влияние выпаса на разные типы лугов.

Л. П. Турубанова в статье «Естественные популяции канареечника тростниковидного, подлежащие охране» (с. 113—121) приводит описания растительных группировок канареечника, которые резко сокращаются в результате мелиоративных работ. Автор обосновал необходимость выявления естественных популяций канареечника для восстановления и расширения площадей высокопродуктивных канареечниковых лугов, дающих качественный корм для скота.

Статья Е. С. Братенковой «Рациональное использование культурных пастбищ в Коми АССР» (с. 122—129) содержит данные по использованию культурных пастбищ в Сысольском р-не республики. Приведены оптимальные сроки пастьбы в условиях средней подзоны тайги. Для равномерного отрастания отавы и проведения за пастбищный период 5 циклов стравливания рекомендована четырехкратная подкормка травостоя азотными удобрениями на фоне фосфорно-калийных. Такой прием ухода за травостоем способствует равномерному отрастанию травы и сохранению ценных кормовых дикорастущих видов.

Рецензируемый сборник содержит статьи, написанные на основе обобщения результатов полевых, стационарных и экспериментальных исследований. Следует отметить высокий научно-методический уровень публикуемых статей. Выводы работ и практические рекомендации внесут весомый вклад в организацию новых заказников и других охраняемых территорий, выявление редких и ценных в народнохозяйственном отношении видов и восстановление интенсивно эксплуатируемых лесных, луговых и болотных растительных ресурсов. Сборник представляет большой интерес для специалистов по охране природы, флористов, геоботаников, лесоводов, экологов, ресурсоведов, озеленителей, учителей и краеведов.

В. Г. Сергиенко.

Ленинградский научно-исследовательский
институт лесного хозяйства.

Получено 16 VIII 1983.

УДК 019 : 941 : 002.01 : 581.3

Бот. журн., т. 69, № 11

Сравнительная эмбриология цветковых растений. — *Phytolaccaceae Thymelaeaceae* / Отв. ред. М. С. Яковлев. Л.: Наука, 1983. 364 с. Т. 1200 экз. Ц. 6 руб.

S. A. REZNIKOVA. (*A REVIEW*). COMPARATIVE EMBRYOLOGY OF FLOWERING PLANTS — *PHYTOLACCACEAE — THYMELAEACEAE*. 1983

В 1983 г. вышел в свет второй том «Сравнительной эмбриологии», включающий описание 94 семейств (*Phytolaccaceae—Thymelaeaceae*), расположенных по системе А. Л. Тахтаджяна. Несмотря на то что первый том вышел относительно недавно — в 1981 г., «Сравнительная эмбриология» уже успела стать настольной книгой многих исследователей, работающих в разных сферах биологии, — эмбриологов, систематиков, генетиков, селекционеров. Появление каждого нового тома с нетерпением ждут как в нашей стране, так и за рубежом. Таким образом, идея создания многотомного справочника, включающего полную эмбриологическую характеристику семейств цветковых растений, оказалась весьма актуальной и нашла горячую поддержку широкой научной общественности.

Несмотря на то что подобные попытки уже предпринимались (Schnarf, 1931; Davis, 1966), ко времени выхода первого тома рецензируемого издания количество описанных семейств составляло всего 20% (из 430 семейств, приведенных в системе А. Л. Тахтаджяна). Уже после выхода в свет второго тома количество описанных семейств достигло 36%. Это говорит о том, что после завершения работы по всем планируемым томам (5) мы будем иметь справочное издание, которое позволит получить исчерпывающую эмбриологическую характеристику почти всех семейств цветковых растений мировой флоры. «Почти» потому, что, к сожалению, и второй том включает 21 неизученное семейство и 6 малоизученных. Это, как правило, относится к небольшим по объему, часто монотипным тропическим семействам. Однако хочется надеяться, что при последующих переизданиях «Сравнительной эмбриологии цветковых растений», их число будет сокращаться.

Нет сомнения в том, что выход в свет этой книги окажет глубокое стимулирующее воздействие на развитие ряда направлений современной биологии.

Данные эмбриологических исследований широко используются в современной систематике и при разработке вопросов филогении растений (Тахтаджян, 1966; Cronquist, 1970). В этом плане могут рассматриваться как крупные (отдел, подотдел, класс, подкласс), так и более мелкие (порядок, семейство, род, вид) таксономические единицы. Для более эффективного использования данных эмбриологических исследований они должны быть достаточно полными и систематизированными — «эмбриологические диаграммы» Шнарфа (Schnarf, 1933) — и включать описания комплекса эмбриологических признаков, характеризующих развитие женской и мужской репродуктивной сфер, процесса оплодотворения, развития зародыша и эндосперма. Эта задача успешно решается в «Сравнительной эмбриологии», что выгодно отличает этот труд от предшествующих изданий подобного рода.

Однако следует заметить, что если крупные таксономические единицы характеризуются в книге достаточно полно, то детальное сравнительное исследование на уровне родов, видов и популяций даже из флоры СССР отсутствует и, очевидно, является делом более далекого будущего. Вместе с тем такое исследование очень важно, так как полученные данные позволили бы глубже взглянуть на механизмы микроэволюции. При этом могла бы быть обнаружена гомологическая изменчивость эмбриологических признаков, что в свою очередь позволило бы оценить их значимость для решения вопросов систематики и филогении, а также имело бы большое практическое значение в смысле прогнозирования и выявления хозяйственно ценных форм (апомиктов, форм с цитоплазматической мужской стерильностью и др.).

Сравнительная эмбриология, помимо участия в решении вопросов систематики, создает основу также для развития ряда других теоретических и практических направлений, в том числе для эволюционной, экологической и экспериментальной эмбриологии. Сложность и дискуссионность ряда вопросов, касающихся становления и эволюционных преобразований внутренних структур генеративных органов растений, вызывает настоятельную необходимость глубокой и всесторонней разработки проблем эволюционной эмбриологии покрытосеменных. Экологическая эмбриология, изучающая влияние климатических факторов на формирование эмбриональных структур, также базируется на сравнительной эмбриологии. Экспериментальный метод в настоящее время переживает период своего становления. Для его успешного развития также необходимо детальное описание эмбриологических признаков, что позволит правильно подбирать материал, активно воздействовать на природу растений в направлении создания хозяйственно ценных форм. С другой стороны, используя этот метод, представляется возможным глубже изучить сами эмбриологические признаки и понять их значимость.

В характеристику каждого семейства, включенного во второй том «Сравнительной эмбриологии», входит описание развития и строения пыльника, пыльцевого зерна, семяпочки, зародышевого мешка, зародыша и эндосперма; описаны характер проникновения пыльцевой трубки в семяпочку и процесс двойного оплодотворения. Во второй том вошел ряд семейств, характеризующихся уникальными эмбриологическими особенностями. Это в первую очередь относится к сем. *Paeoniaceae*, у которого особый тип эмбриогенеза, открытый М. С. Яковлевым в 1951 г. После оплодотворения яйцеклетки первое и последующие деления зиготы не сопровождаются заложением клеточных перегородок. Возникает ценоцитная предэмбриональная структура со все возрастающим числом ядер. Впоследствии клеточные перегородки формируются. По периферии многоклеточного образования возникают меристематические очаги и образуется несколько зародышей, из которых зрелости достигает лишь один. Не менее интересно сем. *Dilleniaceae*, представители которого имеют зиготу, окруженную мощным полисахаридным чехлом. Это явление пока не обнаружено в других семействах. В некоторых семействах (*Euphorbiaceae*) описано несколько типов развития зародышевого мешка в пределах рода и даже вида, хотя этот эмбриологический признак считается довольно стабильным и используется для характеристики различных таксономических единиц.

Второй том «Сравнительной эмбриологии», как и первый, хорошо иллюстрирован. При этом наряду с прекрасно выполненными рисунками увеличено число микрофотографий, а также электронографий, что следует приветствовать, так как методы просвечивающей и сканирующей электронной микроскопии могут быть полезными при решении ряда сложных проблем сравнительной эмбриологии.

Особенностью второго тома является помещенная в конце книги сводная таблица, в которой приведены данные по запасным веществам зародыша и эндосперма для семейств, вошедших в первый и второй тома, и перечень исследованных в этом отношении видов. Биохимическая характеристика семян может быть использована как дополнительный признак при решении вопросов систематики и филогении, а также при расширении числа полезных для человека растений.

К числу немногих недостатков книги, на наш взгляд, следует отнести то, что не всегда указывается на наличие аномалий в развитии генеративной сферы (например, стерильность и разнообразие по размерам и морфологии пыльцевых зерен и зародышевых мешков), хотя приводимые рисунки позволяют сделать вывод о том, что они имеются у данного вида. Нарушение мейоза, частичная или полная стерильность могут служить указанием на гибридное происхождение исследуемого таксона.

Большое достоинство рецензируемого труда заключается в том, что впервые обобщены и получили должную оценку исследования русских, советских эмбриологов. Около 500 названий русских работ приводятся в списке литературы одного лишь второго тома. При этом широко использована также зарубежная литература по эмбриологии растений.

Нужно отметить, что к работе над вторым томом «Сравнительной эмбриологии цветковых растений», так же как и при подготовке первого тома, был привлечен широкий круг отечественных эмбриологов, помимо основного авторского коллектива — сотрудников лаборатории эмбриологии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Это делает издаваемый справочник истинно коллективным трудом, а работа над ним мобилизует и направляет исследования по сравнительной эмбриологии в нашей стране.

Можно поздравить авторов с завершением еще одного этапа весьма трудоемкой, сложной и ответственной работы и пожелать успеха в труде над очередными томами «Сравнительной эмбриологии цветковых растений» — издания, утверждающего авторитет советской ботанической науки.

С. А. Резникова.

Всесоюзный научно-исследовательский институт
эфиромасличных культур,
Симферополь.

Получено 22 III 1984.

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 06.013 : 002.704.31 : 006.3 (47+57) 58 (208)

УСТАВ ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА [1]

A CHARTER OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY

1. Общие положения

1.1. Всесоюзное ботаническое общество [2] является добровольной научно-общественной организацией граждан СССР, заинтересованных в развитии ботаники, ведущих исследовательскую работу по рациональному использованию и охране растительного мира СССР.

1.2. Общество состоит при Отделении общей биологии Академии наук СССР.

1.3. Общество и отделения Общества в лице их президиумов являются юридическими лицами.

1.4. Общество в своей деятельности руководствуется законами СССР, постановлениями и распоряжениями Правительства СССР, Президиума АН СССР и настоящим Уставом.

1.5. Президиум Совета Общества и президиумы советов отделений и республиканских обществ имеют свою круглую печать и угловой штамп со своим наименованием.

1.6. Местонахождением Президиума Совета Общества, Ревизионной комиссии и редакции «Ботанического журнала» является Ленинград.

Местонахождение президиумов отделений Общества определяется решением Совета Общества по представлению советов отделений.

2. Цели и задачи

2.1. Основной целью Общества является широкое содействие развитию ботаники в СССР путем выполнения следующих задач:

активное участие в развитии всех разделов ботанической науки; широкое привлечение всех специалистов, работающих в области ботанической науки и смежных с ней областях знаний, к решению теоретических и практических проблем в изучении и использовании растительных ресурсов СССР;

содействие всестороннему изучению растительного покрова СССР как важнейшей производительной силы народного хозяйства;

содействие охране, восстановлению и обогащению растительных богатств СССР;

организация содружества науки и производства в области ботаники;

содействие работам советских ботаников по изучению растительного мира зарубежных стран в целях обогащения растительных ресурсов СССР и обмена научной информацией с иностранными учеными;

содействие координации научно-исследовательских работ в области ботаники, проводимых различными учреждениями и ведомствами;

содействие повышению уровня преподавания ботанических дисциплин в средней школе, в специальных средних и высших учебных заведениях;

распространение ботанических знаний среди широких масс населения страны.

2.2. Для осуществления поставленных задач Общество:

организует обсуждение важнейших проблем ботаники, проводит силами членов Общества консультации, доклады, лекции по вопросам изучения и охраны растительного мира;

---

[1] Предлагаемая новая редакция Устава Всесоюзного ботанического общества была одобрена VII Делегатским съездом ВБО (май 1983 г., Донецк), а затем была утверждена Отделением общей биологии и Президиумом АН СССР.

[2] В дальнейшем — Общество.

создает отделения и республиканские ботанические общества союзных республик и осуществляет руководство их деятельностью;

организует секции, комиссии и группы для разработки отдельных разделов и проблем ботаники;

содействует организации и проведению научно-исследовательских работ членов Общества;

организует и проводит съезды, конференции и совещания членов Общества;

издает «Ботанический журнал», публикует в установленном порядке монографии, научные сборники, труды съездов, конференций и совещаний по всем разделам ботаники;

содействует организации библиотек, выставок, кабинетов-музеев, лабораторий, экспедиций и иных мероприятий, связанных с осуществлением задач Общества;

оказывает содействие членам Общества в повышении квалификации, организации научных исследований и реализации их результатов (издание трудов, внедрение в практику и т. д.), а также в установлении приоритета советских ученых в научных открытиях;

осуществляет научные связи и обмен научной литературой с другими научными обществами, учреждениями СССР и в установленном порядке — с зарубежными научными обществами и учреждениями;

оказывает содействие в создании и обсуждении учебников и различных учебно-методических пособий по ботанике и охране растительного мира;

выдвигает выдающиеся работы по ботанике на соискание Ленинской и Государственной премий, золотых медалей и премий имени выдающихся ученых, присуждаемых Академией наук СССР.

3. Состав, права и обязанности членов Общества

3.1. Общество состоит из действительных членов и членов-коллективов. В состав Общества могут быть избраны почетные члены.

3.2. Действительными членами Общества могут быть граждане СССР, заинтересованные в развитии науки о растениях и ведущие исследовательскую, популяризаторскую, педагогическую или практическую работу в области ботаники и смежных наук.

Лица, желающие вступить в действительные члены Общества, подают письменное заявление в соответствующее отделение Общества с приложением учетной карточки и рекомендаций двух членов Общества. Прием в члены Общества производится на общем собрании отделения открытым голосованием простым большинством голосов присутствующих на собрании членов Общества с последующим утверждением Президиумом Совета Общества.

Действительным членам Общества выдается членский билет установленного образца.

3.3. Действительные члены Общества имеют право:

принимать участие в собраниях Общества с правом решающего голоса;

избирать и быть избранными в руководящие органы Общества;

обращаться к Обществу за содействием в получении научных консультаций и инструктивно-методических указаний;

печатать свои труды в изданиях Общества;

участвовать в экспедициях, научных поездках и исследованиях, организуемых Обществом.

3.4. Действительные члены Общества обязаны:

состоять на учете в Центральной организации или в одном из отделений Общества и принимать активное участие в их работе;

всемерно содействовать выполнению задач, стоящих перед Обществом;

своевременно платить членские взносы.

3.5. Действительные члены Общества уплачивают вступительный взнос в размере 2 руб. и ежегодный членский взнос — в размере 3 руб.

Сроки и порядок уплаты взносов устанавливаются Советом Общества.

3.6. Действительные члены Общества могут быть исключены из его состава решением общего собрания отделения по представлению Президиума Совета отделения, принятым не менее чем двумя третями голосов присутствующих на собрании членов отделения в случаях:

совершения поступков, не совместимых с пребыванием в Обществе;

долговременной (более трех лет) неуплаты без уважительных причин членских взносов.

Решение об исключении может быть обжаловано Съезду Общества. Решение Съезда является окончательным.

Выбытие из состава членов Общества по личному желанию вступает в силу с момента подачи письменного заявления и не нуждается в утверждении.

3.7. Членами-коллективами Общества и его подразделений могут быть научные общества, научно-исследовательские институты, высшие учебные заведения и другие организации и учреждения, содействующие развитию деятельности Общества и уплачивающие членские взносы.

Прием коллективов в члены Общества производится президиумами советов Общества и республиканских обществ или Президиумом Совета отделения. Члену-коллективу выдается членский билет особого образца.

Член-коллектив осуществляет связь с Обществом через своего представителя, определяемого вступившим в Общество учреждением. Представитель члена-коллектива пользуется всеми правами действительного члена Общества.

Члены-коллективы платят вступительный взнос и ежегодные членские взносы, размеры которых устанавливаются президиумами советов Общества, республиканских обществ и отделений по согласованию со вступившим в Общество учреждением. Предельный размер взносов для членов-коллективов Общества не должен превышать 500 руб. в год.

Член-коллектив имеет право посылать на Съезд Общества делегата с правом решающего голоса.

3.8. Почетными членами Общества могут быть избраны как советские, так и зарубежные ученые, известные выдающимися заслугами в области ботаники.

Почетные члены Общества избираются на Съезде Общества по представлению Совета Общества открытым голосованием простым большинством голосов. Почетным членам Общества вручается диплом об избрании.

Почетные члены Общества пользуются всеми правами действительных членов, освобождаясь при этом от уплаты членских взносов.

4. Органы управления Общества

4.1. Высшим руководящим органом Общества является его Съезд.

4.2. Съезд Общества:

определяет очередные задачи Общества;

заслушивает и обсуждает научные доклады и сообщения;

рассматривает и утверждает доклады и отчеты Совета Общества, Ревизионной комиссии и других органов Общества;

определяет численный состав Совета Общества и Ревизионной комиссии;

избирает тайным голосованием простым большинством голосов Президента, Совет Общества и Ревизионную комиссию;

избирает почетного президента и почетных членов Общества;

рассматривает Устав Общества и изменения в нем;

решает другие вопросы, входящие в круг деятельности Общества.

4.3. Решения Съезда принимаются открытым голосованием простым большинством голосов, за исключением решений о ликвидации Общества и изменениях в его Уставе, для чего требуется не менее двух третей голосов присутствующих делегатов Съезда.

4.4. Очередные съезды созываются Советом Общества один раз в пять лет.

Порядок избрания делегатов устанавливается Советом Общества.

4.5. В период между съездами деятельностью Общества руководит Совет Общества.

4.6. Члены Совета избираются Съездом тайным голосованием; избранными считаются кандидаты, получившие не менее половины голосов присутствующих на Съезде членов Общества.

Совет собирается не реже одного раза в год.

Заседания Совета считаются правомочными при наличии не менее половины членов Совета; решения принимаются открытым голосованием простым большинством голосов.

4.7. Совет Общества:

руководит деятельностью Общества;

созывает съезды Общества, проверяет выполнение решений съездов, а также выполнение относящихся к деятельности Общества решений вышестоящих организаций;

рассматривает и утверждает отчеты Президиума Совета Общества, Ревизионной комиссии и редакционной коллегии «Ботанического журнала»;

организует и ликвидирует отделения Общества, секции и комиссии;

решает вопросы, относящиеся к компетенции Съезда Общества, если эти вопросы не могут быть отложены до очередного Съезда, с последующим утверждением на Съезде;

определяет число членов Президиума Совета Общества и избирает их;

утверждает бухгалтера Президиума Совета Общества.

4.8. Исполнительным органом Совета Общества является его Президиум.

4.9. В состав Президиума Совета Общества входят Президент, избираемый Съездом Общества, вице-президенты, ученый секретарь и члены Президиума.

4.10. Вице-президенты, ученый секретарь и члены Президиума избираются из состава Совета Общества. Избрание проводится на заседании Совета под председательством Президента открытым голосованием простым большинством голосов присутствующих членов Совета Общества.

4.11. Президиум Совета Общества:

непосредственно руководит всей научной, издательской, организационной и финансово-хозяйственной деятельностью Общества и его отделений;

разрабатывает и утверждает инструкции и положения по вопросам деятельности Общества;

составляет планы работ, отчеты о деятельности, сметы, финансовые отчеты Общества;

распоряжается имуществом и средствами Общества, открывает и закрывает счета в кредитных учреждениях, берет на себя обязательства, относящиеся к деятельности Общества; от имени Общества заключает договоры; организует в установленном порядке издание периодической и непериодической литературы и проводит другие мероприятия в соответствии с Уставом Общества; проводит наем и увольнение штатных сотрудников Президиума Совета Общества, кроме бухгалтера;

избирает редакционную коллегию «Ботанического журнала» с последующим утверждением Президиумом АН СССР, а также редакторов и редакционные коллегии других изданий Общества;

делегирует членов Общества на научные конференции, съезды и совещания;

проводит текущую проверку выполнения подразделениями Общества решений Съезда и Совета Общества;

представляет на утверждение Совета Общества вновь организуемые отделения Общества;

контролирует правильность выборов состава руководящих органов, избранных отделениями Общества;

утверждает годовые отчеты отделений Общества;

представляет Общество в государственных и общественных организациях;

содействует участию членов Общества в международных конгрессах, конференциях и совещаниях;

контролирует подготовку к очередному съезду.

4.12. Штаты и должностные оклады аппарата Президиума Совета Общества утверждаются Президиумом АН СССР.

4.13. Ученый секретарь Общества осуществляет повседневное руководство текущей научно-организационной и административной деятельностью Общества, руководит сотрудниками аппарата Президиума Совета Общества и является распорядителем кредитов.

Ученый секретарь осуществляет свою работу по указаниям и под контролем Президиума Совета Общества и периодически отчитывается перед ним.

4.14. Договоры, обязательства, доверенности и денежные документы подписываются Президентом или ученым секретарем Общества и соответственно председателями или учеными секретарями отделения Общества. Кроме того, денежные документы подписывает бухгалтер Президиума Совета Общества или соответственно казначеи президиумов отделений Общества.

5. Отделения

5.1. Для организации работы на местах Совет Общества по согласованию с руководящими местными органами создает отделения в союзных и автономных республиках, краях, областях и городах СССР.

Отделения организуются по заявлению инициативной группы, включающей в себя не менее 20 действительных членов Общества. Решение инициативной группы об организации отделения утверждается по представлению Президиума Советом Общества.

Отделения Общества действуют на основании настоящего Устава под руководством Совета Общества.

Отделения Общества в союзных республиках могут иметь статус республиканского ботанического общества при соответствующих отделениях академий наук союзных республик. Уставы республиканских обществ составляются на основании действующего Устава Общества и утверждаются президиумами академий наук союзных республик.

5.2. Высшим органом отделения является общее собрание.

5.3. Общее собрание отделения:

обсуждает и утверждает основные задачи, план работы, отчеты совета и ревизионной комиссии, доклады о деятельности отделения, его секций, комиссий и групп;

обсуждает научные доклады и сообщения;

определяет число членов совета отделения и ревизионной комиссии;

избирает тайным голосованием простым большинством голосов присутствующих членов отделения председателя совета отделения, совет отделения, ревизионную комиссию, делегатов на Съезд Общества; если состав отделения Общества не превышает 40 членов и отсутствует подразделение на секции, комиссии и группы, совет отделения не избирается и его функции выполняет президиум отделения.

5.4. Общее собрание отделения созывается не реже одного раза в год. Дата, место, порядок и программа заседаний общего собрания устанавливаются советом отделения.

Решения общего собрания принимаются простым большинством голосов присутствующих на собрании членов Общества.

5.5. Руководящим органом отделения в период между общими собраниями является совет отделения, избираемый сроком на 5 лет.

Выборы членов совета отделения производятся тайным голосованием на общем собрании отделения. Избранными считаются кандидаты, получившие большинство голосов присутствующих членов Общества.

5.6. Совет отделения:

руководит деятельностью отделения, его секций, комиссий и групп; проверяет выполнение решений съездов Общества;

разрабатывает и утверждает практические мероприятия по выполнению деректив вышестоящих органов;

организует и ликвидирует секции, комиссии и группы отделения;

созывает годовые отчетные собрания;

заслушивает отчеты о деятельности президиума совета отделения;

утверждает планы, отчеты, сметы отделения и представляет их Президиуму Совета Общества;

утверждает казначея президиума совета отделения, устанавливает число членов президиума совета отделения и избирает их;

заседания совета отделения считаются правомочными при наличии не менее половины членов совета.

5.7. Исполнительным органом совета отделения является президиум совета отделения.

5.8. В состав президиума входят председатель, избираемый общим собранием отделения, заместитель председателя, ученый секретарь, казначей и члены президиума. Члены президиума избираются из состава совета отделения открытым голосованием простым большинством голосов присутствующих членов совета отделения.

5.9. Президиум совета отделения Общества:

осуществляет решения совета отделения и вышестоящих органов;

руководит научной, организационной и издательской деятельностью отделения;

составляет планы работ, сметы, общие и финансовые отчеты о деятельности отделения;

заведует всеми делами, имуществом и средствами отделения, заключает договоры и принимает обязательства от имени отделения, проводит наем и увольнение штатных сотрудников президиума совета отделения, кроме казначея, который назначается вышестоящей инстанцией;

ведет учет членов Общества, выдает членские билеты и значки, организует сбор членских взносов;

подготавливает предложения и проекты, представляемые на утверждение совету отделения и общему собранию отделения.

6. Органы ревизии

6.1. Органами проверки деятельности Общества и его отделений являются ревизионные комиссии, избираемые съездом или общим собранием отделений Общества в числе, устанавливаемом этими органами управления Обществом.

Выборы производятся тайным голосованием; избранными считаются кандидаты, получившие более половины голосов делегатов, присутствующих на Съезде или собрании членов отделения.

6.2. Ревизионные комиссии Общества и его отделений проводят ревизии не менее одного раза в год.

Ревизионные комиссии проверяют:

выполнение Президиумом Совета Общества (президиумами советов отделений) постановлений Съезда (общего собрания);

финансовую деятельность Президиума Совета Общества (президиумов советов отделений);

работу сотрудников аппарата Президиума Совета Общества (президиумов советов отделений).

6.3. Ревизионные комиссии избирают из своего состава председателя и секретаря комиссии.

Заседания ревизионных комиссий созываются председателями комиссий по мере надобности.

Ревизионные комиссии отчитываются в своей деятельности перед избравшими их съездами или общими собраниями.

В период между съездами или общими собраниями ревизионные комиссии о всех замеченных недостатках сообщают соответственно Совету Общества или советам отделений и вносят предложения, которые подлежат обязательному обсуждению на заседании Совета Общества или советов отделений.

Члены ревизионных комиссий участвуют в заседаниях ревизуемых ими советов с правом совещательного голоса. Члены ревизионных комиссий не могут быть членами ревизуемых ими советов.

Доклад ревизионной комиссии заслушивается на Съезде (общем собрании отделения) Общества.

7. Общее руководство деятельностью Общества

7.1. Общее руководство деятельностью Общества осуществляет Отделение общей биологии Академии наук СССР.

7.2. Общее руководство деятельностью отделений (республиканских обществ) союзных республик осуществляют соответствующие отделения академии наук союзной республики.

7.3. Нижестоящие органы Общества подконтрольны и подотчетны вышестоящим органам. Постановления вышестоящих органов обязательны для нижестоящих.

7.4. Отделения Общества ежегодно представляют к установленному сроку в Президиум Совета Общества подробный отчет о своей деятельности вместе с заключением ревизионной комиссии отделения.

8. Средства Общества

8.1. Средства Общества составляются из:

вступительных взносов и ежегодных членских взносов действительных членов и членов-коллективов Общества;

доходов от издательской деятельности;

прочих поступлений.

8.2. Все доходы, вступительные и членские взносы, поступления от общественных организаций, учреждений и отдельных лиц остаются в распоряжении отделений и хранятся в государственных кредитных учреждениях.

Приходно-расходные сметы отделений утверждаются Президиумом Совета Общества.

8.3. Для возмещения расходов на содержание аппарата Президиума Совета Общества и для проведения специальных мероприятий, связанных с деятельностью Общества, отчисляется 30% доходов каждого из отделений Общества.

9. Ликвидация и реорганизация Общества

9.1. Ликвидация Общества и его реорганизация производятся в установленном законом порядке.

9.2. Отделения Общества ликвидируются решением Совета Общества. В случае ликвидации отделений Общества имущество и денежные средства передаются организациям, указанным в решении Совета Общества.

10. Порядок утверждения и изменения Устава

Устав Общества и изменения в нем рассматриваются Съездом Общества; одобренный Съездом Устав и изменения в нем утверждаются Президиумом Академии наук СССР.

УДК 002.704.31 (47+57) 58 (200)

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЧЛЕНОВ ВБО ПО СПЕЦИАЛЬНОСТЯМ

V. D. LOPATIN. DISTRIBUTION OF THE FELLOWS OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY ACCORDING SPECIALITIES

В основу сообщения положены данные, опубликованные в известном справочнике Всесоюзного ботанического общества, изданном в 1978 г. Как указывается в Предисловии, специальности приводятся в той формулировке, которую дают сами члены общества (табл. 1 и 2). Кроме того, мы сгруппировали эти специальности в соответствии с номенклатурой, утвержденной Государственным комитетом по науке и технике (табл. 3).

ТАБЛИЦА 1

Распределение членов ВБО по основным ботаническим специальностям

Специальность	Число	Процент
Биология	135	2.1
Ботаника	112	1.7
I. Флора и систематика растений		
1. Флористика	74	1.1
2. Палинология	58	
3. Палеоботаника	54	
4. Хемотаксономика	1	
5. Фикология	1	
6. Биостратиграфия	1	
7. Фенология	6	
8. Систематика	448	6.8
9. Дендрология	151	2.3
10. Низшие растения	23	
11. Бриология	25	
12. Лихенология	14	
13. Микология	216	
14. Микробиология	73	
15. Альгология	162	
16. История ботаники	1	
17. Ботаническая терминология	1	
18. Биоматематика	1	
Итого	1310	20.0
II. Анатомия, морфология		
1. Анатомия	260	4.0
2. Морфология	135	2.1
3. Карпология	10	
4. Эмбриология	73	1.1
5. Цитоэмбриология	23	
6. Цитология	67	
7. Цитотаксономия	1	
8. Кариосистематика	9	
9. Культура тканей	1	
Итого	579	8.8
III. Геоботаника, экология		
1. Геоботаника, фитоценология	1159	17.7
2. Биогеография	1	
3. Биогеоценология	15	
4. Болотоведение	2	
5. Луговедение	3	
6. Ботаническая география и география растений	13	
7. Лесоведение	169	2.6
8. Дендроиндикация	1	
9. Гидроботаника и гидробиология	7	
10. Экология	107	1.6
11. Фитоклимат	3	
12. Растительные ресурсы	71	1.2
Итого	1551	23.6
IV. Физиология, биохимия, биофизика		
1. Физиология	1062	16.4
2. Аллелопатия	1	
3. Фитоэнергетика	1	
4. Радиобиология	7	
5. Цитофизиология	1	
6. Биохия (фитохимия)	113	1.7
7. Биофизика	12	
Итого	1197	18.4
V. Генетика и селекция		
1. Генетика	92	1.4
2. Цитогенетика	10	
3. Селекция	104	1.6
Итого	206	3.1
Всего	5090	77.7

Из сведений, имеющихся в первых двух таблицах, обращает на себя внимание, что значительная часть членов ВБО (7.3%) вообще не указала свою специальность, другие (2.1%) назвали себя биологами, не расшифровывая конкретной специальности. В составе общества имеется 79 членов не ботанических специальностей, среди которых больше всего почвоведов. Собственно ботаниками записались всего 112 человек, в том числе сам президент общества академик А. Л. Тахтаджян. Довольно много членов ВБО указали очень узкие специальности

ТАБЛИЦА 2

Распределение членов ВБО по близким к ботаническим и другим специальностям

Специальность	Число	Процент
VI. Сельское хозяйство, лесоводство, интродукция		
1. Агрономия, растениеводство, прикладная ботаника	335	5.1
2. Интродукция	153	2.3
3. Лесоводство и лесное хозяйство	125	1.9
4. Плодоводство, цветоводство, озеленение	32	
5. Лесомелиорация	7	
6. Инженерное ландшафтоведение	1	
7. Луговодство	4	
8. Экспериментальная ботаника	1	
9. Древесиноведение	1	
10. География и история культурных растений	1	
Итого	660	10.1
VII. Фармакология и фитопатология		
1. Фармакогнозия	10	
2. Фармакопея	4	
3. Фитотерапия	1	
4. Фитоонкология	1	
5. Фитопатология	223	3.4
6. Вирусология	6	
Итого	245	3.7
VIII. Другие (не ботанические) специальности		
1. Агрохимия	12	
2. Архитектура	2	
3. Библиография	1	
4. География	2	
5. Гидрогеология	1	
6. Зоология	1	
7. Методисты	17	
8. Педагоги средней школы	8	
9. Писатели	1	
10. Почвоведение	18	
11. Редакторы	1	
12. Химия	4	
13. Экономика	1	
14. Энтомология	10	
Итого	79	1.2
IX. Специальность не указана	482	7.3
Всего	1466	22.3

и весьма многие — специальности, отсутствующие в официально принятой номенклатуре, в частности геоботанику, биогеоценологию, анатомию, морфологию, микологию, альгологию и некоторые другие. Из всех массовых специальностей выделяются геоботаника (1159 чел.) и физиология растений (1062 чел.). Обе эти специальности включают 34% членов общества. Из других наиболее многочисленны систематика — 448, агрономия и растениеводство — 335, анатомия — 260, фитопатология — 223, микология — 216, лесоведение — 169, альгология — 162 и интродукция — 153 чел.

Среди 59 председателей отделений и республиканских обществ 23 (39%) геоботаников, в том числе председатели Белорусского и Грузинского обществ, 10 (17%) систематиков, 8 (13%) физиологов, остальные 18 по 1—2 человека распределяются по 14 специальностям. Из ученых секретарей 17 геоботаников (29%), в том числе ученые секретари Белорусского и Украинского обществ, по 7 (12%) — систематиков и физиологов, 4 — интродуктора, по 3 — ресурсоведов и микологов. Остальные 18 по 1—2 распределяются по 10 специальностям. Наиболее активными оказались геоботаники и систематики высших растений.

Из материалов, помещенных в табл. 3, обращает на себя внимание специальность ботаника (03.00.05), включающая 52.2% всех членов общества и содержащая 25 специализаций, в том числе геоботанику, включающую 34% от числа всех ботаников. В других специальностях имеется не более четырех специализаций. Как указывалось нами ранее, в учет специализаций вошли лишь те, которые были названы самими членами общества. Собственно ботаниками считают себя 112 человек, что составляет только 1.7% от общего числа членов общества.

ТАБЛИЦА 3

Распределение членов ВБО по специальностям в соответствии с номенклатурой, утвержденной Госкомитетом по науке и технике от 25 V 1977, № 231

Специальность	№ специальности	Количество специализаций	Число членов ВБО	Процент
Радиобиология	03.00.02	1	7	
Биофизика	03.00.03	1	12	
Биохимия	03.00.04	1	113	1.7
Ботаника	03.00.05	25	3412	52.2
Вирусология	03.00.06	1	6	
Микробиология	03.00.07	1	73	1.1
Физиология растений	03.00.12	4	1065	16.2
Генетика	03.00.15	2	102	1.5
Экология	03.00.16	2	125	1.9
Цитология	03.00.17	2	90	1.4
Гидробиология	03.00.18	1	7	
Итого по 0.3		41	5012	76.5
Мелиорация и орошение	06.01.02	1	5	
Агрономия и растениеводство	06.01.00 06.01.09	3	336	5.1
Селекция	06.01.05	1	104	1.6
Фитопатология	06.01.10	1	223	3.4
Луговодство	06.01.12	1	4	
Плодоводство	06.01.07	2	32	0.4
Озеленение городов	06.01.01			
Агролесомелиорация	06.03.01	1	2	
Лесоводство	06.03.03	2	125	1.9
Биогеография	11.00.05	1	1	
Фармакология	14.00.25	1	6	
Фармакогнозия	15.00.02	2	10	
Итого по всем другим . . .		16	848	12.9

Примечание. В общее число членов не вошли 482 чел., не указавшие специальность, 135 чел. — биологи и 79 чел. — не ботанические специальности; всего 696 чел., или 10.6%.

Насколько нам известно, сведения по распределению членов ВБО по специальностям ранее не публиковались, хотя они довольно интересны. Вызывает сожаление, что некоторые члены ВБО совсем не указали своей специальности, другие называли очень широкую специальность, как, например, биология. В следующем издании справочника весьма желательно получить сведения о специальности и специализации от всех членов общества.

В. Д. Лопатин.

Институт биологии Карельского филиала АН СССР,
Петрозаводск.

Получено 19 XII 1983.

CONTENTS

Gabarajeva N. I. The development of spores in *Psilotum nudum* (*Psilotaceae*). The changes of cytoplasme and organelles of spore mother cells in the premeiotic interphase — to leptothene prophase of the Ist meiosis 1441

Chupov V. S. The position of the family *Liliaceae* s. str. (subfamily *Lilioideae* of the family *Liliaceae* s. l.) in the system. An analysis of characters 1451

Korzhenevsky V. V., Volkova T. A., Klukin A. A. Syntaxonomy of beaches and forming dunes vegetation on the Azov Sea Coast of the Kerchensky Peninsula 1462

COMMUNICATIONS 1468

Nikolayev V. A. To the construction of the system of diatoms (*Bacillariophyta*). (1468). — **Schultz V. A.** The genus *Saponaria* s. str. (*Caryophyllaceae*) in the flora of the USSR. (1475). — **Bubolo L. S.** A comparative ultrastructural analysis of the leaf chlorenchyma cells in some representatives of the Wrangel Island and Leningrad Region floras. (1482). — **Chernik V. V.** The developmental and structural features of achenes in *Rhaponticum carthamoides* and *R. scariosum* (*Asteraceae*). (1491). — **Blokhina N. I.** The wood of *Laricioxylon shilkinae* (*Pinaceae*) from the Upper Oligocene of Sizimak Bay (Khabarovsk Region). (1498). — **Novozhilova N. N.** Daily rhythm of flowering of the East Pamir high mountainous plants. (1502). — **Slinchenkova E. Yu.** Cryophytic-steppe communities in the middle reaches of the Amguema River (the isthmus of the Chukchi Peninsula). (1509). — **Demjanov V. A.** The influence of *Larix gmelinii* (*Pinaceae*) on the increment and age of the fruticose lichens at the upper limit of forest. (1520). — **Geltman D. V.** Chromosome numbers in the species of the genus *Urtica* (*Urticaceae*) in the flora of the USSR. (1524). — **Lupikina E. G., Dolmatova L. M.** A new genus *Gleseria* (*Bacillariophyta*) from the Paleogene of Kamchatka. (1530). — **Pushkar V. S., Korotky A. M., Semkin B. I.** Cluster analysis of floristic and phytocoenotic descriptions of fossil diatom communities from the Holocene of Sikhote-Alin. (1532).

NEW TAXA 1543

Alexeev E. B. New taxa of the genus *Festuca* (*Poaceae*) from Colombia and Ecuador. (1543). — **Sedelnikova N. V.** A new species of the genus *Aspicilia* from Sangilen Upland in Tuva ASSR. (1552).

FLORISTIC FINDINGS 1555

Kozhevnikov A. E., Gorshkov M. Yu. New and rare species of vascular plants in the flora of the Kamchatka Peninsula. (1555).

CHROMOSOME NUMBERS 1563

Astanova S. B. Chromosome numbers in the species of the families *Alliaceae*, *Asteraceae*, *Caryophyllaceae*, *Ebenaceae*, *Linaceae*, *Oleaceae*, *Lamiaceae* from Tadjikistan. (1563). — **Starodubtzev V. N.** Chromosome numbers in the species of the flora of Primorye Region. (1565). — **Probatova N. S., Sokolovskaya A. P.** Chromosome numbers in the families *Asteraceae*, *Brassicaceae*, *Caryophyllaceae*, *Orchidaceae*, *Ranunculaceae*, *Vitaceae* from the Soviet Far East. (1566). — **Gurzenkov N. N., Pavlova N. S.** Chromosome numbers in the representatives of the genera *Astragalus* and *Oxytropis* (*Fabaceae*) from the Far East of the USSR. (1569). — **Gagnidze R. I., Churadze M. V.** Chromosome numbers in some species of the section *Chysanthe* of the genus *Ranunculus* (*Ranunculaceae*) from Georgia. (1570).

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 1572

Lavrenko E. M. *T. A. Rabotnov.* Phytocoenology. 2d edition. 1983. (1572). — **Sergienko V. G.** (*A review*). Protection and rational use of plant resources in the North. 1982. (1575). — **Reznikova S. A.** (*A review*). Comparative embryology of flowering plants. —*Phytolaccaceae* — *Thymelaeaceae*. 1983. (1578).

IN THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY 1581

A charter of the All-Union Botanical Society. (1581). — **V. D. Lopatin.** Distribution of the fellows of the All-Union Botanical Society according specialities. (1587).

СОДЕРЖАНИЕ

Габараева Н. И. Развитие спор у *Psilotum nudum* (*Psilotaceae*). Изменение цитоплазмы и клеточных органелл в предмейотической интерфазе — лептотене профазы I мейоза 1441

Чупов В. С. Положение семейства *Liliaceae* s. str. (подсемейство *Lilioideae* семейства *Liliaceae* s. l.) в системе. Анализ признаков 1451

Корженевский В. В., Волкова Т. А., Клюкин А. А. О синтаксономическом положении растительности пляжей и формирующихся дюн азовского побережья Керченского полуострова 1462

СООБЩЕНИЯ 1468

Николаев В. А. К построению системы центрических диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*). (1468). — **Шулц В. А.** Род *Saponaria* s. str. (*Caryophyllaceae*) во флоре СССР. (1475). — **Буболо Л. С.** Сравнительный анализ ультраструктуры клеток хлоренхимы листа некоторых представителей флор о. Врангеля и Ленинградской области. (1482). — **Черник В. В.** Особенности развития и строения семянок *Rhaponticum carthamoides* и *R. scariosum* (*Asteraceae*). (1491). — **Блохина Н. И.** Древесина *Laricioxylon shilkinae* (*Pinaceae*) из верхнего олигоцена бухты Сизиман (Хабаровский край). (1498). — **Новожилова Н. Н.** Суточный ритм цветения высокогорных растений Восточного Памира. (1502). — **Слинченкова Е. Ю.** Криофитно-степные сообщества среднего течения р. Амгуэмы (перешеек Чукотского полуострова). (1509). — **Демьянов В. А.** Влияние *Larix gmelinii* (*Pinaceae*) на прирост и возраст кустистых лишайников на верхней границе леса. (1520). — **Гельтман Д. В.** Цитотаксономическое изучение видов рода *Urtica* (*Urticaceae*) флоры СССР. (1524). — **Лупикина Е. Г., Долматова Л. М.** Новый род *Gleseria* (*Bacillariophyta*) из палеогена Камчатки. (1530). — **Пушкарь В. С., Короткий А. М., Семкин Б. И.** Кластерный анализ флористических и фитоценотических описаний ископаемых диатомовых сообществ голоцена Сихотэ-Алиня. (1532).

НОВЫЕ ТАКСОНЫ 1543

Алексеев Е. Б. Новые таксоны рода *Festuca* (*Poaceae*) из Колумбии и Эквадора. (1543). — **Седельникова Н. В.** Новый вид рода *Aspicilia* из нагорья Сангилен Тувинской АССР. (1552).

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 1555

Кожевников А. Е., Горшков М. Ю. Новые и редкие виды сосудистых растений во флоре полуострова Камчатка. (1555).

ЧИСЛА ХРОМОСОМ 1563

Астанова С. Б. Числа хромосом видов семейств *Alliaceae*, *Asteraceae*, *Caryophyllaceae*, *Ebenaceae*, *Linaceae*, *Oleaceae*, *Lamiaceae* из Таджикистана. (1563). — **Стародубцев В. Н.** Числа хромосом видов флоры Приморского края. (1565). — **Пробатова Н. С., Соколовская А. П.** Числа хромосом видов семейств *Asteraceae*, *Brassicaceae*, *Caryophyllaceae*, *Orchidaceae*, *Ranunculaceae*, *Vitaceae* с Дальнего Востока СССР. (1566). — **Гурзенков Н. Н., Павлова Н. С.** Числа хромосом представителей родов *Astragalus* и *Oxytropis* (*Fabaceae*) с Дальнего Востока СССР. (1569). — **Гагнидзе Р. И., Чурадзе М. В.** Числа хромосом некоторых видов секции *Chysanthe* рода *Ranunculus* (*Ranunculaceae*) Грузии. (1570).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 1572

Лавренко Е. М. *Т. А. Работнов.* Фитоценология. 2-е издание. 1983. (1572). — **Сергиенко В. Г.** (*Рецензия*). Охрана и рациональное использование растительных ресурсов на Севере. 1982. (1575). — **Резникова С. А.** (*Рецензия*). Сравнительная эмбриология цветковых растений — *Phytolaccaceae—Thymelaeaceae.* 1983. (1578).

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ 1581

Устав Всесоюзного ботанического общества. (1581). — **В. Д. Лопатин.** Распределение членов ВБО по специальностям. (1587).

К СВЕДЕНИЮ АВТОРОВ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА» ПРЕДЛАГАЕТ ВАШЕМУ ВНИМАНИЮ СЛЕДУЮЩИЕ КНИГИ:

Ископаемые цветковые растения СССР. Т. 2. *Ulmaceae-Betulaceae*/Под ред. акад. А. Л. Тахтаджяна. — Л.: Наука, 1982. 216 с. Ц. 9 р. 40 к.

Байковская Т. Н. Палеоценовая флора Романкульская (Южный Урал). — Л.: Наука, 1984. — 79 с. Ц. 2 р. 40 к.

Жилин С. Г. Основные этапы формирования умеренной лесной флоры в олигоцене — раннем миоцене Казахстана. (Комаровские чтения, XXXIII). Л.: Наука, 1984. 112 с. Ц. 1 р. 20 к.

Имханицкая Н. Н. Пальмы. Л.: Наука, 1984. 20 п. л. Ц. 3 р. 40 к.

Меницкий Ю. Л. Дубы Азии. Л.: Наука, 1984. 50 п. л. Ц. 8 р. 20 к.

К ст. Н. И. Габараевой, с. 1444

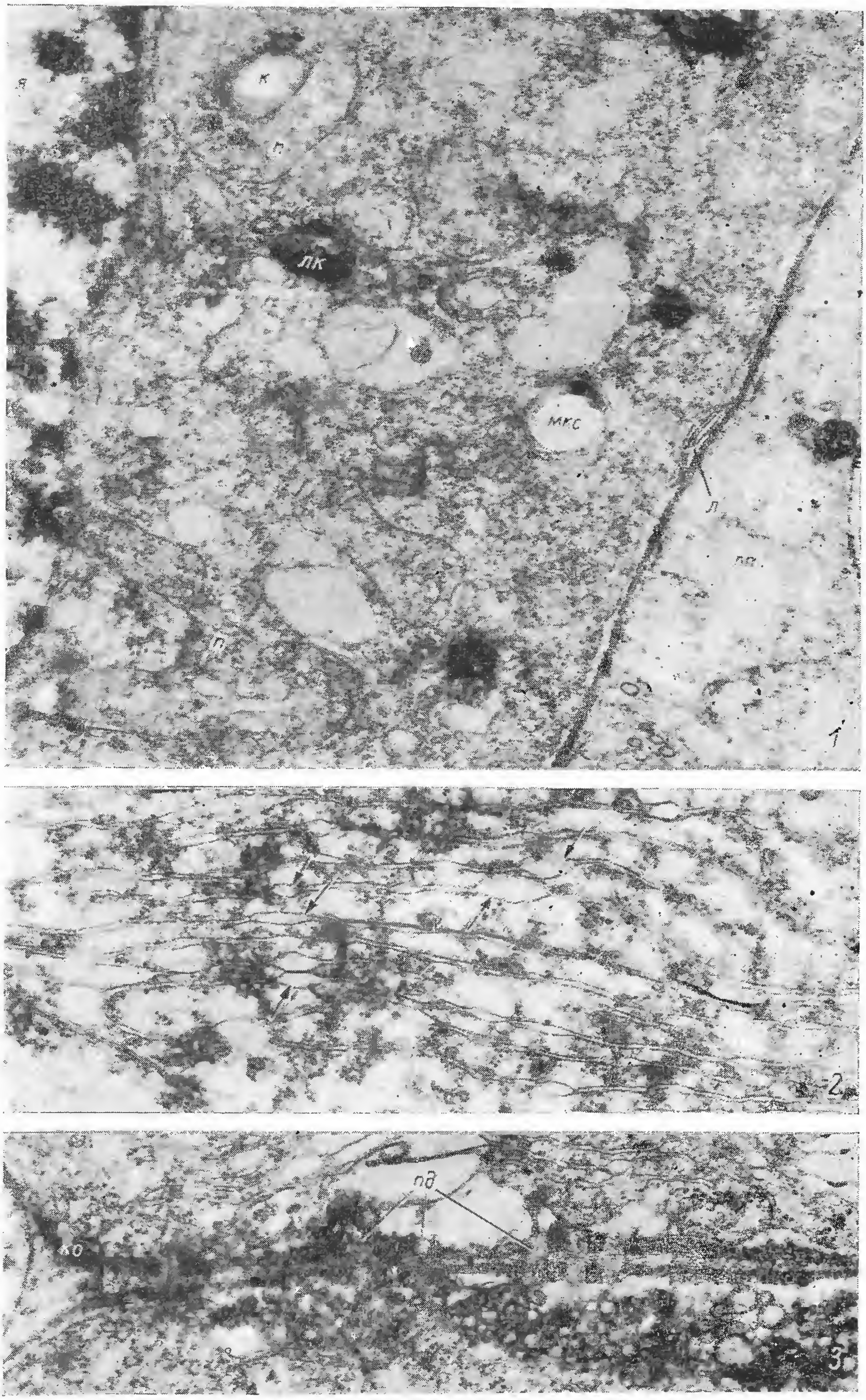


Рис. 2. Периплазма спорогенных клеток — материнских клеток спор (*мкс*) ***Psilotum nudum*** на стадии предмейотической интерфазы.

1 — граница МКС и питающего периплазмодия (*пп*), ×17 000; *2* — локальные расширения цистерн гранулярного эндоплазматического ретикулума (*стрелки*), ×27 000; *3* — граница двух МКС, ×28 000; *я* — ядро, *п* — пластида, *л* — ломасома, *лк* — липидная капля, *к* — крахмал, *ко* — клеточная оболочка, *пд* — плазмодесма.

К с. 1444

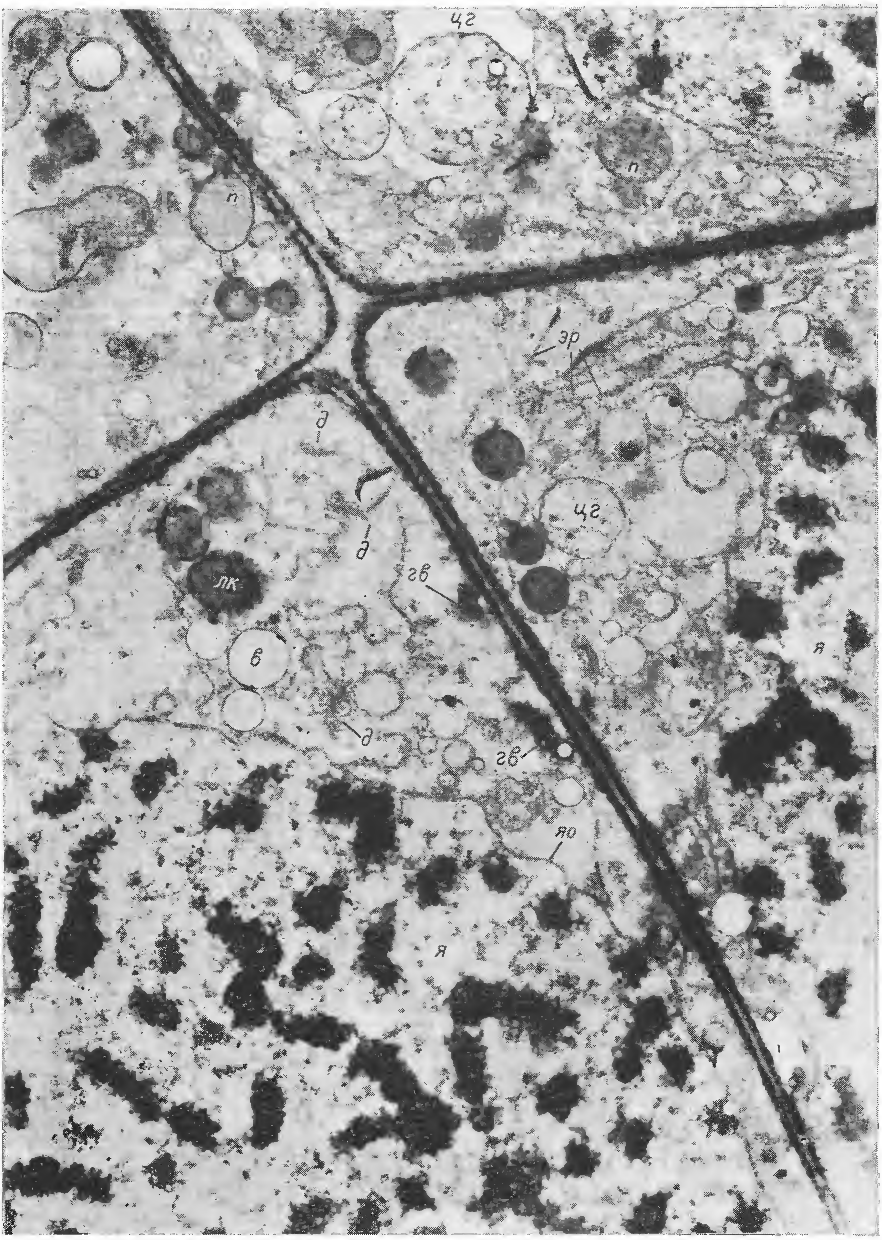


Рис. 5. Стык четырех материнских клеток спор *Psilotum nudum* на стадии ранней лептотены.
яо — ядерная оболочка, *эр* — эндоплазматический ретикулум, *д* — диктиосомы. Остальные обозначения, как на рис. 2 и 4, ×10 000.

К ст. Л. С. Буболо, с. 1483

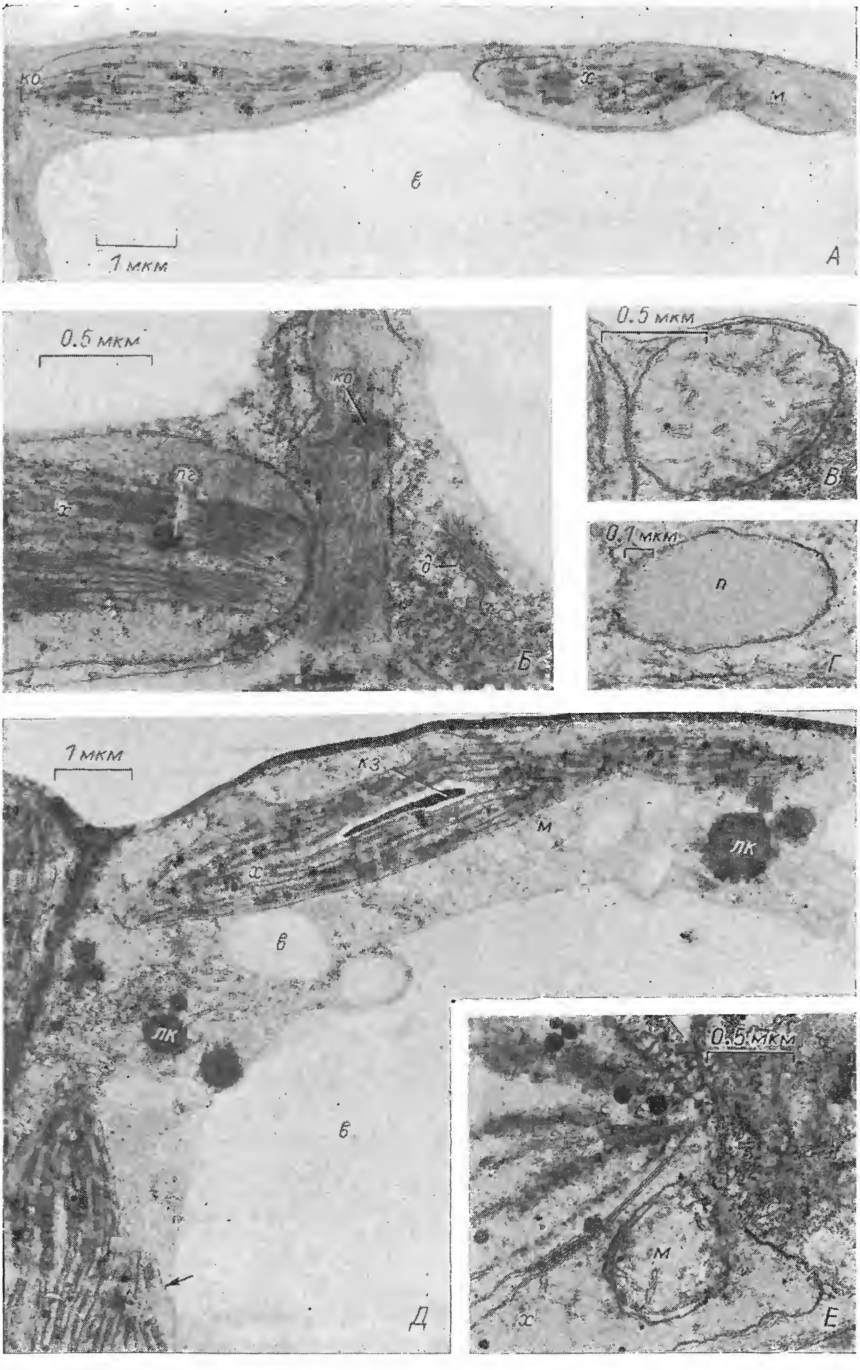


Рис. 2. Фрагменты срезов палисадных клеток *Astragalus alpinus.*

А—Г — растения из Ленинградской обл. (*А* — хлоропласты; *Б* — диктиосомы, эндоплазматический ретикулум и часть пластиды; *В* — митохондрия; *Г* — пероксисома); *Д*, *Е* — растения с о. Врангеля (*Д* — общий вид, ***стрелкой*** показано налегание хлоропластов друг на друга), *Е* — участок хлоропласта с инвагинацией). *в* — вакуоль, *д* — диктиосомы, *ко* — клеточная оболочка, *кз* — крахмальное зерно, *лк* — липидная капля, *м* — митохондрия, *п* — пероксисома, *пг* — пластоглобула, *х* — хлоропласт.

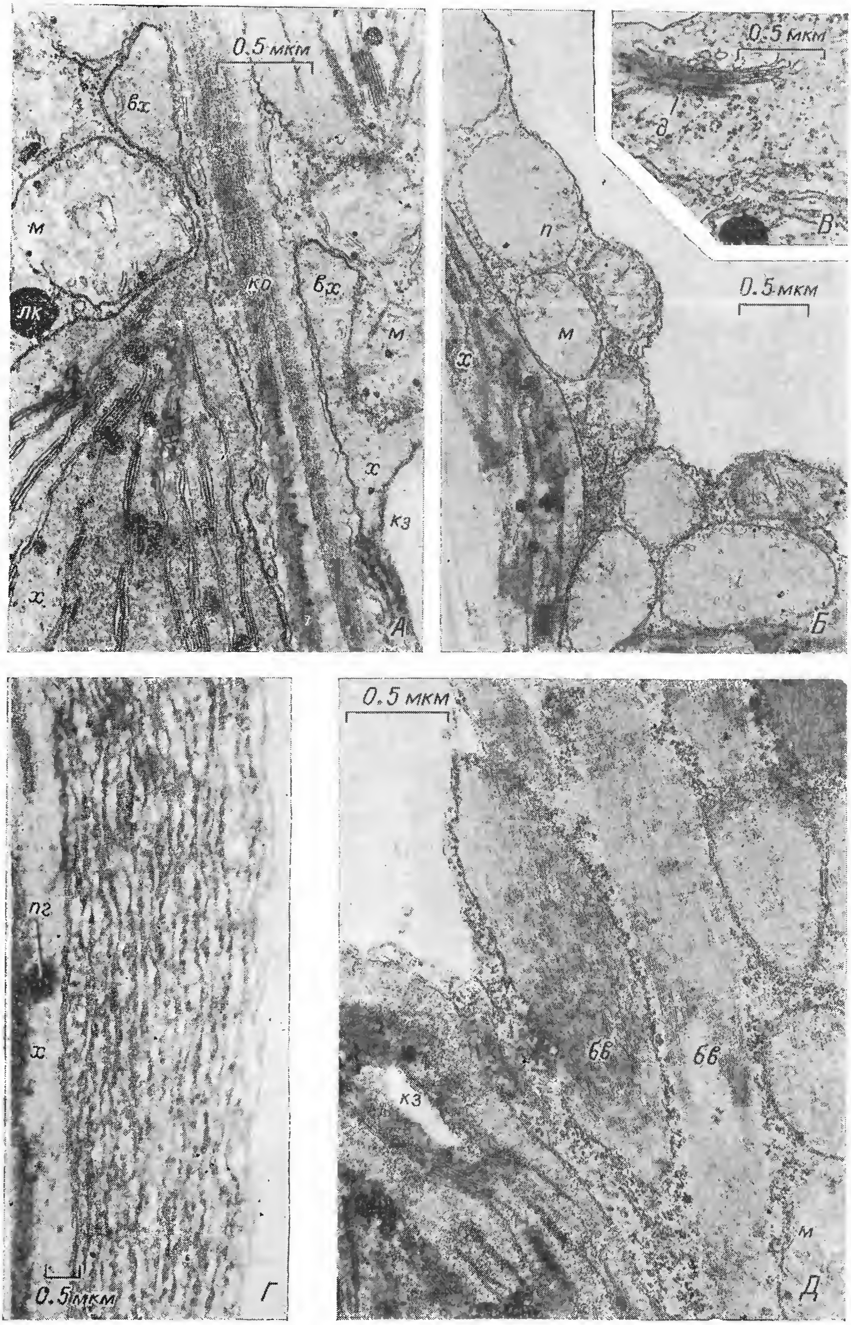


Рис. 3. Фрагменты срезов палисадных клеток *Astaragalus alpinus* (*А—Г*) и включение белка в цитоплазме клеток мезофилла *Poa pratensis*, произрастающего на о. Врангеля (*Д*).

А — участки хлоропластов с выростами, *Б* — скопление митохондрий и пероксисом, *В* — диктиосома, *Г* — скопление гранулярного ретикулума. *бв* — белковое включение, *вх* — вырост хлоропласта. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

К ст. В. В. Черника, с. 1492

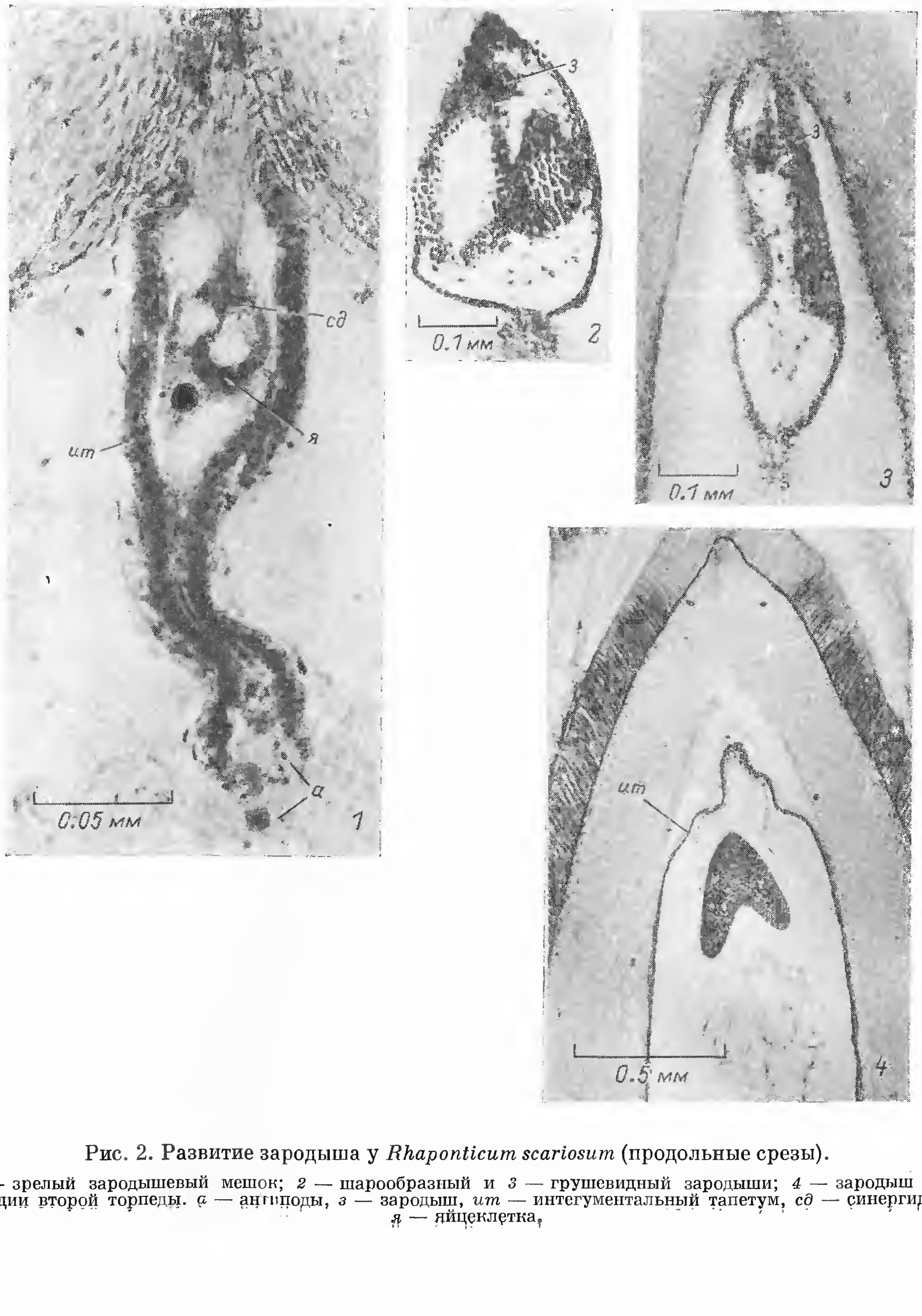


Рис. 2. Развитие зародыша у *Rhaponticum scariosum* (продольные срезы).

1 — зрелый зародышевый мешок; *2* — шарообразный и *3* — грушевидный зародыши; *4* — зародыш на стадии второй торпеды. *а* — антиподы, *з* — зародыш, *ит* — интегументальный тапетум, *сд* — синергиды, *я* — яйцеклетка.

К с. 1494

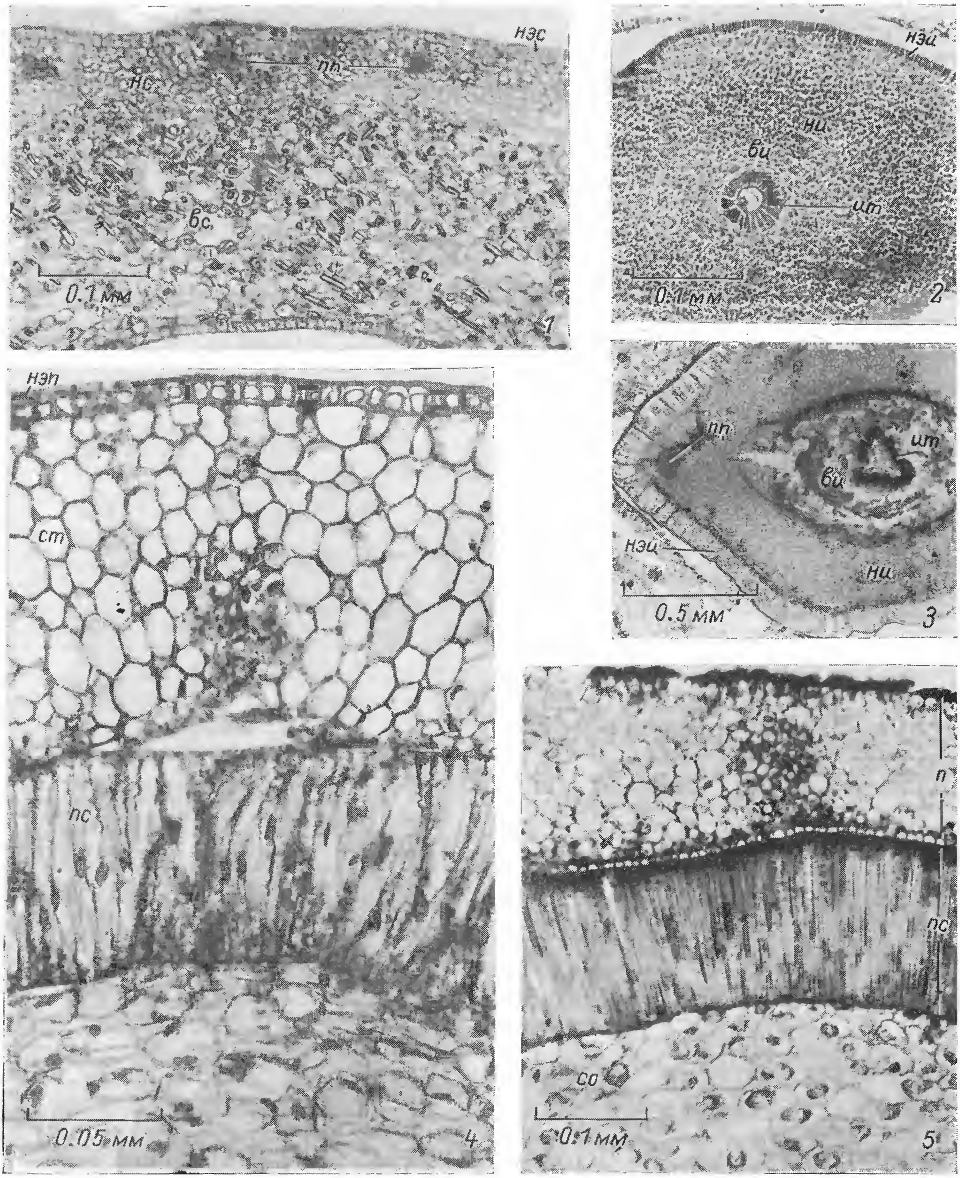
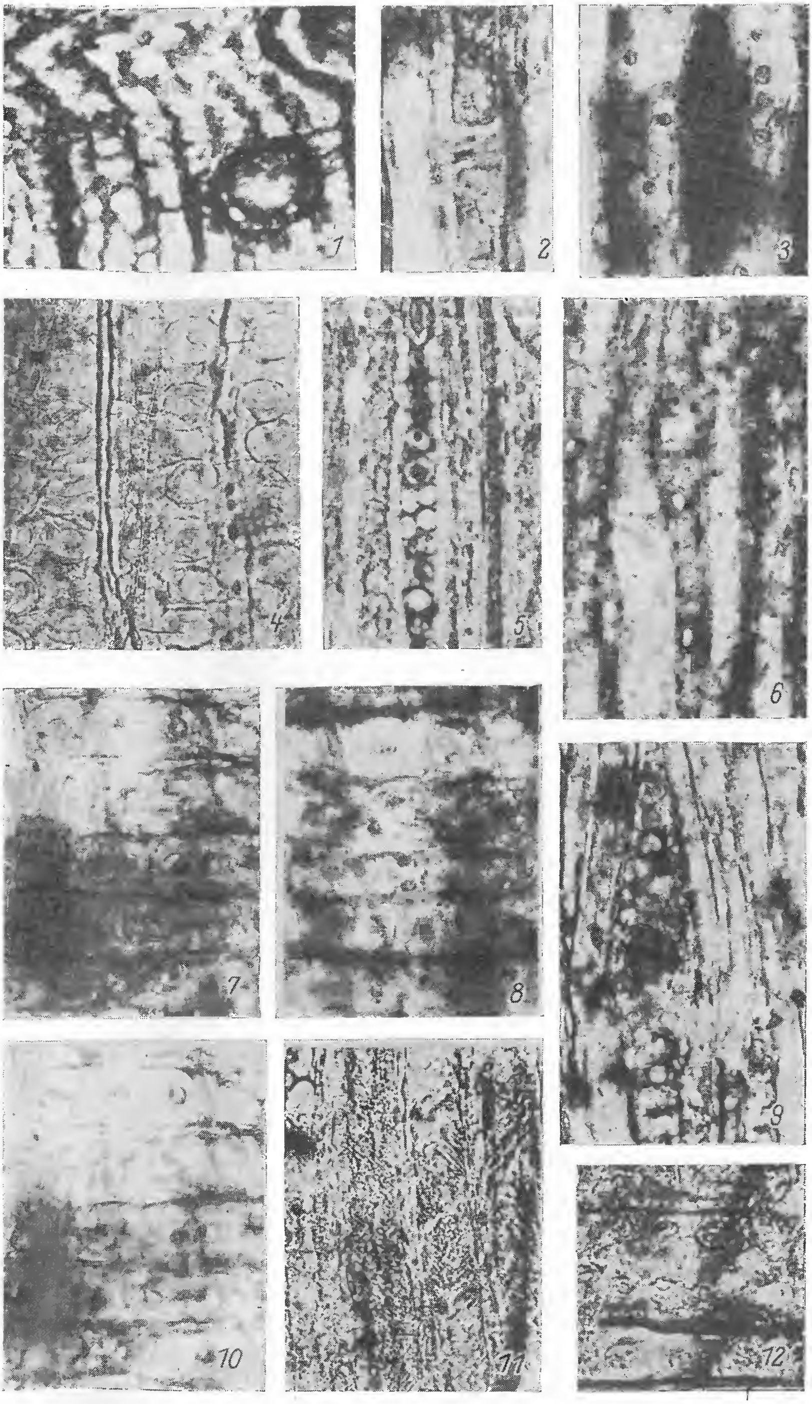


Рис. 3. Развитие перикарпия и спермодермы у *Rhaponticum scariosum* (поперечные срезы).

1, *2* — у сформированных цветков (конец бутонизации); *3*, *4* — на 10-й день после оплодотворения; *5* — у созревающих плодов. *ви* — внутренняя, *ни* — наружная зоны паренхимы интегумента; *вс* — внутренняя, *нс* — наружные зоны паренхимы стенки завязи; *ит* — интегументальный тапетум; *нэи* — наружная эпидерма интегумента; *нэп* — наружная эпидерма перикарпия; *нэс* — наружная эпидерма стенки завязи; *п* — перикарпий; *пп* — проводящие пучки; *пс* — палисадный слой, *со* — слой облитерированных клеток; *ст* — слой толстостенных паренхимных клеток.



Laricioxylon shilkinae Blokhina sp. nov.; колл. 6, экз. № 414, 460, 562, 577 — голотип, 747, 748; Хабаровский край, бухта Сизиман; верхний олигоцен.

1 — поперечный срез: вертикальный смоляной ход в поздней древесине, экз. № 577, ×108; *2* — радиальный срез: древесинная паренхима, экз. № 747, ×405; *3* — тангентальный срез: поровость стенок трахеид, экз. № 747, ×270; *4* — радиальный срез: поровость стенок трахеид, экз. № 577, ×270; *5* — тангентальный срез: частично двурядный луч, экз. № 460, ×180; *6* — тангентальный срез: двурядный луч с горизонтальным смоляным ходом, экз. № 460, ×72; *7* — радиальный срез: поровость полей перекреста, экз. № 748, ×270; *8* — то же, экз. № 577, ×270; *9* — тангентальный срез: трехрядный луч с горизонтальным смоляным ходом, экз. № 577, ×180; *10* — радиальный срез: поровость полей перекреста, экз. № 577, ×405; *11* — тангентальный срез: спиральная штриховатость стенок трахеид, экз. № 577, ×270; *12* — радиальный срез: поровость полей перекреста, экз. № 577, ×405.

К ст. Е. Г. Лупикиной, Л. М. Долматовой, с. 1530

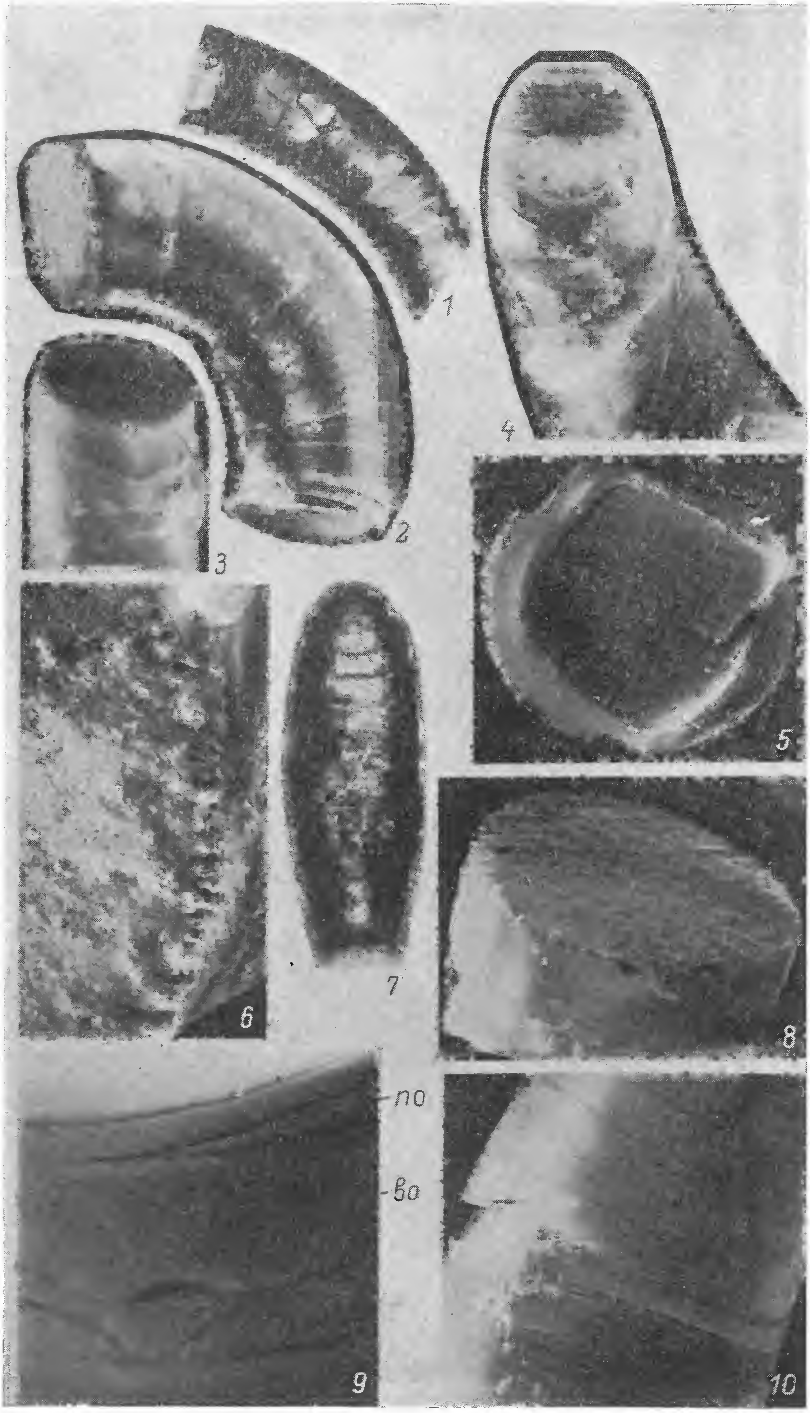


Рис. 1.

1, *2* — СМ; *2—6*, *8—10* — СЭМ; *1—4*, *9—10* — фрагменты панциря; *5*, *6*, *8* — створки; *7* — спора; *9* — фрагмент поясковой зоны панциря, *по* — полукольчатый вставочный ободок, *во* — воротничковый вставочный ободок. Увел.: *1* — 360; *6* — 4410; *3* — 720; *4* — 630; *5* — 1800; *6* — 1260; *7* — 540; *8*, *10* — 1080; *9* — 3600.

1 р. 90 к.

Индекс
70056

Ботанический журнал, 1984, т. 69, 11, 1441—1592